

## THESIS / THÈSE

### MASTER EN SCIENCES BIOLOGIQUES DES ORGANISMES ET ÉCOLOGIE

#### Etude de la boucle microbienne du lac Kivu

Toussaint, Jérôme

*Award date:*  
2004

[Link to publication](#)

#### General rights

Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal ?

#### Take down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.



---

FACULTÉS UNIVERSITAIRES NOTRE-DAME DE LA PAIX  
NAMUR

**Faculté des Sciences**

**ETUDE DE LA BOUCLE MICROBIENNE DU LAC KIVU**

**Mémoire présenté pour l'obtention du grade de  
licencié en Sciences biologiques**

Toussaint Jérôme

Août 2004



## **Etude de la boucle microbienne du lac Kivu**

TOUSSAINT Jérôme

### Résumé

Afin de caractériser la boucle microbienne du Lac Kivu, un suivi des communautés planctoniques dans les quatre bassins principaux a été réalisé. Des prélèvements ont été effectués entre le 20-02-04 et le 13-04-04. Cette étude a donc eu lieu pendant la saison des pluies. Durant cette période, le lac Kivu présentait une stratification marquée, avec une zone de mélange relativement réduite : le métalimnion se situait à une profondeur de 25 mètres et s'étendait jusqu'à environ 30 mètres. L'hypolimnion était appauvri en oxygène et était délimité vers le bas, à environ 60 mètres de la surface, par le chimiocline.

Nous avons mesuré une biomasse carbonée phytoplanctonique moyenne pour les quatre bassins, de 89,74 mg C m<sup>-3</sup> dans les 40 premiers mètres de la colonne d'eau. L'abondance moyenne des bactéries dans lac Kivu était de 1.10<sup>6</sup> cellules par ml, et la biomasse, comprise entre 47,7 µg C l<sup>-1</sup> et 58,9 µg C l<sup>-1</sup> sur les 50 premiers mètres. La production bactérienne était la plus élevée dans l'épilimnion et le métalimnion, présentant des valeurs respectives de 0,055 et 0,049 µg C l<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>. L'abondance moyenne des flagellés et des ciliés dans l'épilimnion était respectivement de 23.10<sup>6</sup> ind.l<sup>-1</sup> et de 31,7 ind.l<sup>-1</sup>.

Le zooplancton, présentant une abondance moyenne de 8 717 343 ind.m<sup>-2</sup>, était principalement représenté par des Copépodes (48% de l'abondance total du métazooplancton) du genre *Thermocyclops* et *Mesocyclops*. Les Cladocères étaient également présents dans le lac, avec essentiellement trois espèces : *Alona sp.*, *Diaphanosoma excisum* et *Moina micrura*. Les Rotifères étaient représentés par les espèces suivantes : *Brachionus falcatus*, *Brachionus caudatus*, *Brachionus calyciflorus*, *Anuraeopsis fissa*, *Lecane sp.*, *Keratella tropica*, *Polyarthra sp.* et par des espèces du groupes des Bdelloïdes.

Mémoire de licence en Sciences Biologiques

Août 2004

**Promoteur : Pr. J-P Descy**

En passant en revue les dernières années qui ont mené à l'aboutissement de ce travail, je me rends compte que celles-ci n'auraient pu être aussi enrichissantes sans la contribution d'un grand nombre de personnes. Je me dois donc de les remercier.

Je voudrais tout d'abord remercier le Pr. Jean-Pierre Descy pour m'avoir accueilli au sein de son unité de recherche, pour sa disponibilité et pour la chance qu'il m'a donné de découvrir une petite partie du continent africain.

Mes remerciements iront ensuite, à Hugo, pour son soutien tout au long de ce mémoire, mais surtout lors de ce formidable séjour passé à Bukavu qui restera pour moi un souvenir impérissable. Merci encore d'avoir partagé ces moments avec moi.

Merci également à :

Sam pour son calme et son enthousiasme lorsque plus rien ne va.

Pascal et Georges, bien sur, *Nashukuru wale wote waliwo nipokeya mungu awabariki. Tuko pamoja.*

François pour le suivi et la patience dont il fait preuve depuis la première année, ainsi que Anne Laure pour ces petits coups de mains réguliers très appréciés.

Je remercie la CUD pour son soutien financier, qui m'a permis d'alléger les frais occasionnés par ce mémoire réalisé, en partie, à l'étranger.

Arrive le moment de remercier les pires d'entre tous :

Merci beaucoup Benja (courage, dans dix ans, on sera sur les planches, la guitare à la main ! Heu..., enfin je crois), Sylvain (une petite blague, les pieds dans le plat, tiens tiens voilà Sylvain, merci d'avoir été là, tout simplement), John (-« moi je te dis qu'on peut atteindre les eaux bleues du Tanganyika, ça n'a pas l'air loin vu d'ici »-), Dimi (rendez-vous au Wallo.), Yves (quand nous présentes-tu Chantal ???), Fabien (toujours là si on a besoin de lui), Gene (pour ça gentillesse et sa douceur), Milie (dis, ils ont l'air bien tes cours !), Hélène (et toi, tu en as vu des singes à trois têtes?), Delphine (occupe toi bien du Djoule).

Je ne voudrais pas oublier de remercier ceux qui m'ont accompagné dans un autre genre d'études, qui est l'art de la gomme orange. Je veux bien sûr parler d'Anne Cha et d'Arnaud. Cette année passée avec vous fut un vrai plaisir dans toute l'élégance du terme (hum-hum).

Enfin je voudrais remercier, du fond du cœur, ceux qui me soutiennent depuis toujours et sans qui rien ne serait possible. Merci Valou pour ces 23 ans de bons conseils. Merci maman, papa pour tant de sacrifices consentis en ma faveur.

Encore merci à tous...



# Introduction

Physico-chimie et nutriments du Lac Kivu 2.

Caractéristiques biologiques du Lac Kivu 2.

## 1 Le réseau trophique pélagique en milieu lacustre

1.1 La chaîne trophique classique 5.

1.2 La boucle microbienne 6.

1.3 Origine des matières organiques 6.

1.4 Régulation des populations bactériennes 7.

1.5 Influence du milieu 10.

1.6 Adaptation des bactéries au milieu et à la prédation 10.

1.7 Biomasse et production bactérienne 12.

1.8 Le protozooplancton 13.

1.9 Le métazooplancton 15.

*1.9.1 Les rotifères*

*1.9.2 Les copépodes*

*1.9.3 Les cladocères*

1.10 Impact du métazooplancton sur la boucle microbienne 17.

## 2 Objectifs 18.

## Matériel et méthodes

<b>1. Prélèvements des échantillons</b>	<b>20.</b>
<b>2. Analyses physico-chimiques</b>	<b>20.</b>
2.1 Alcalinité	20.
2.2 Température, pH, oxygène, conductivité	20.
2.3 Transparence de l'eau	20.
2.4 Nutriments	21.
2.4.1 Azote	
2.4.1.1 Nitrites	
2.4.1.2 Nitrates	
2.4.1.3 Ammonium	
2.4.2 Phosphore	22.
2.4.3 Silice	22.
<b>3. Dosage des pigments chlorophylliens et caroténoïdes par HPLC</b>	
3.1. Analyse en HPLC	22.
3.2. Quantification de la biomasse des différentes classes d'algues	23.
3.3 Dosage de la chlorophylle <i>a</i> par fluorométrie	23.
<b>4. Composition élémentaire</b>	<b>23.</b>
4.1. Mesure du carbone et de l'azote particulaires	24.
4.2. Mesure du phosphore particulaire	24.
5. Production primaire	24.



<b>5.1. Méthode utilisée</b>	<b>24.</b>
<b>5.2. Calcul de l'incorporation de carbone</b>	<b>25.</b>
<b>5.3. Calcul de la production primaire</b>	<b>25.</b>
<b>6. Abondances bactériennes</b>	<b>26.</b>
<b>6.1. Analyse des échantillons</b>	<b>26.</b>
<b>6.2. Abondance bactérienne</b>	<b>27.</b>
<b>6.3. Calcul du biovolume et de la biomasse</b>	<b>27.</b>
<b>7. Production bactérienne</b>	<b>28.</b>
<b>7.1. Méthode utilisée</b>	<b>28.</b>
<b>7.2. Calcul de l'incorporation de <math>^3\text{H}</math>-Thymidine</b>	<b>28.</b>
<b>7.4. Calcul de la production bactérienne</b>	<b>28.</b>
 <b>8. Etude du protozooplancton</b>	
<b>8.1. Comptages</b>	<b>29.</b>
<b>8.2. Biovolume et biomasse:</b>	<b>29.</b>
 <b>10. Cytométrie</b>	
<b>10.1 Fonctionnement général</b>	<b>30.</b>
<b>10.2 Protocole</b>	<b>30.</b>
 <b>9. Etude du métazooplancton</b>	<b>30.</b>

# **Résultat et discussion**

## **1 Analyses physico-chimiques**

<b>1.1</b>	<b>Température</b>	<b>33.</b>
<b>1.2</b>	<b>Oxygène dissous</b>	<b>33.</b>
<b>1.3</b>	<b>pH et alcalinité</b>	<b>33.</b>
<b>1.4</b>	<b>Nutriments</b>	<b>33.</b>

## **2 Biomasse phytoplanctonique**

<b>2.1</b>	<b>Biomasse totale</b>	<b>35.</b>
------------	------------------------	------------

## **3 Le bactérioplancton**

<b>3.1</b>	<b>Biomasse bactérienne</b>	<b>36.</b>
<b>3.2</b>	<b>Production bactérienne</b>	<b>37.</b>

## **4 Le protozooplancton**

<b>4.1</b>	<b>Abondance et biomasse des flagellés</b>	<b>38.</b>
<b>4.2</b>	<b>Abondance et biomasse des ciliés</b>	<b>39.</b>

## **5 Le métazooplancton**

<b>5.1</b>	<b>Abondance et biomasse du métazooplancton</b>	<b>40.</b>
<b>5.2</b>	<b>Migration du métazooplancton au cours de cycles de 24 heures</b>	
<b>5.3</b>	<b>Comparaison de l'efficacité du matériel d'échantillonnage</b>	

<b>Conclusion et perspective</b>	<b>45.</b>
<b>Synthèse bibliographique</b>	<b>48.</b>

# **Introduction**

Longtemps ignorée, la boucle microbienne s'est pourtant récemment révélée être une composante essentielle au sein des réseaux alimentaires aquatiques. Elle constitue, en effet, une voie de transfert trophique composée de bactéries hétérotrophes, de protozoaires et du métazooplancton permettant la conservation du carbone organique pour les niveaux trophiques supérieurs.

Si cette composante a déjà fait l'objet d'études au lac Tanganyika tout reste encore à faire dans ce domaine au niveau du lac Kivu. Or, de par son caractère méromictique, le lac Kivu est un écosystème très oligotrophe, ce qui renforce l'hypothèse du rôle important joué par les bactéries dans le réseau trophique et le fonctionnement du lac, bien moins connu que celui des autres grands lacs du rift est africain.

Voilà, en quelques mots, les raisons qui ont motivé cette étude.

Afin de pouvoir entrer réellement dans le vif du sujet qu'est la boucle microbienne du lac Kivu, il est avant tout important de préciser les quelques données, malheureusement souvent fragmentaires, disponibles sur ce lac.

Juché à 1462 m d'altitude, le lac Kivu forme la frontière naturelle de 102 km de long et de quelques 50 km de large entre la République Démocratique du Congo et le Rwanda (fig. 1). Il est ainsi connu comme le plus petit des grands lacs du rift est africain. Sa surface de 2370 km<sup>2</sup> est partagée en cinq bassins : un bassin principal et quatre plus petits (bassin de Bukavu, Ishungu, Kalehe, et la baie de Kabuno), compartimentés par des élévations subaquatiques (Tietze *et al*, 1980). Les îles, au nombre de 150, couvrent une surface total d'environ 315 km<sup>2</sup>. La longueur des rives, îles comprises, atteint 1196 km. Par sa grande profondeur et ses rives abruptes, l'extension de la zone littorale est très limitée. L'altitude du plan d'eau est de 1462 m. Le seul exutoire du Lac Kivu est la Ruzizi qui se jette au nord du lac Tanganyika et évacue environ 70 m<sup>3</sup> / sec, soit 2,2 km<sup>3</sup> par an. Il faut donc près de 265 ans pour renouveler complètement les eaux du lac. La profondeur moyenne du lac est de 240 m et le bassin principal situé au Nord du lac présente une profondeur maximale de 485 m. (Verbeke, 1957)

Ce lac jouit d'un climat tropical humide, la température de l'eau oscillant entre 23 et 24,5°C, alors que celle de l'air est comprise entre 19,8 et 21,4°C (Kaningini *et al.*, 2003). Deux saisons caractérisent le climat : trois mois secs (juin, juillet et août) et 9 mois pluvieux, avec une petite saison sèche de une à deux semaines, en janvier et février. Les précipitations les plus abondantes se retrouvent en novembre, décembre et mars, alors que juillet est le mois le plus sec (Kaningini *et al.*, 2003).

Une autre caractéristique confère au lac sa particularité. Celui-ci se distingue, en effet, des autres lacs du Rift est-africain par son origine volcanique. L'ensemble des éruptions de la fin du Pléistocène des 8 volcans des Virungas ont formé une barrière en travers de la vallée empêchant l'écoulement vers le nord d'un vaste réseau hydrographique, et créant ainsi une cuvette qui remplie par cet important réseau a donné naissance à l'actuel lac Kivu. La Ruzizi constitue son seul exutoire transportant après un parcours de 60 km les eaux du lac vers le Tanganyika (Peeters, 1988).

## Physico-chimie et nutriments

Le lac Kivu est un lac méromictique profond au profil thermique stable et permanent. La température du lac augmente avec la profondeur à partir de 80 m et plus (22,4°C à 50 m et 25,8°C à 450 m). Cette stratification ne pourrait être stable si l'effet de la température sur la densité n'était pas compensé par une augmentation des sels dissous en profondeur, (principalement de bicarbonate de magnésium, de potassium et de calcium) empêchant tout brassage thermique (fig. 2). On peut donc distinguer deux couches différentes. La première, le mixolimnion, correspond à la couche supérieure du lac, oxygénée. Celle-ci est subdivisée en épilimnion, métalimnion et hypolimnion et s'étend sur une profondeur de 80 m. La deuxième, le monimolimnion, correspond à la couche inférieure, anoxique qui ne subit aucun phénomène de brassage. (Spigel RH, Coulter GW, 1996). En conséquence, la vie aérobie est réduite à la zone de surface.

Outre la stratification, la transparence de l'eau est un paramètre important car il permet de déterminer la hauteur de la colonne d'eau pour laquelle les algues sont capables de réaliser la photosynthèse. Hecky et Kling (1987) ont observé une profondeur Secchi moyenne de 10 mètres pour le lac Kivu.

Du point de vue physico-chimique, les quantités d'oxygène dissous dans la couche des 20 mètres sont de 6 à 7,5 mg/l (85 à 110 % de la saturation). Dans la couche de 0 à 40 le pH oscille entre 9,1 et 9,3. La salinité totale est de 1,0 g/l à 90 mètres de profondeur. La quantité de silice est assez élevée au lac Kivu et varie de 2 à 13 mg/l. La quantité d'ammoniaque est de 0,05 à 5,0 mg/l. L'injection de CO<sub>2</sub> d'origine volcanique exclut le dépôt de carbonate dans les eaux profondes et augmente donc l'alcalinité des eaux de surfaces qui est de 15 méq/l. Le lac Kivu est riche en alcalino-terreux, en surface, l'eau du grand lac contient environ 5 à 7 mg/l de Ca et 101 mg/l de Mg.

Enfin, le lac Kivu présente une caractéristique scientifiquement et économiquement intéressante. En effet, une grande quantité de méthane (55 km<sup>3</sup>) et de dioxyde de carbone (250 km<sup>3</sup>), dissous ont été mesurés dans les eaux profondes. Pour rapport, le méthane est généré par la biodégradation anaérobie réalisée par des bactéries à partir de la matière organique contenue dans les sédiments et par réduction du CO<sub>2</sub>. Ce méthane est lentement transporté à travers la colonne d'eau et est oxydé en dioxyde de carbone dans la biozone. Le dioxyde de carbone d'origine magmatique, quant à lui, va, tout comme le méthane, être acheminé jusque dans la biozone où il va, avec le carbone provenant du méthane et le dioxyde de carbone d'origine atmosphérique être incorporé par les organismes et enrichir les eaux de surfaces en CO<sub>2</sub> (fig. 3) (Tietze *et al.*, 1980).

## Caractéristiques biologiques

Les résultats des premières expéditions belges réalisées par Verbeke dans les années 50 sur le lac Kivu montrent que dans l'ensemble la faune du lac est peu typique et pauvre en espèces. Ceci peut certainement être expliqué par la faible surface de biotopes à fonds meubles et oxygénés, par la grande uniformité du milieu, ainsi que par l'impossibilité de repeuplement causé par l'isolement hydrographique du lac. Ces études montrent également

qu'au vu de l'abondance du zooplancton présentant par ailleurs des fluctuations saisonnières marquées, la productivité primaire doit être modérément élevée.

Contrairement aux autres grands lacs africain, ce sont surtout les phénomènes volcaniques qui ont fortement influencé la faune et la biologie générale du lac. Citons par exemple les déversements de coulées de lave entraînant l'échauffement de la couche superficielle des eaux, les éruptions sous lacustres accompagnées d'émanations de gaz toxiques, les apports de sels minéraux dissous provoquant la consolidation des fonds meubles et les modifications des caractéristiques morphologiques. Une des premières conséquences de ces phénomènes a été l'extermination quasi total de la faune de poissons. Cette absence de poissons pélagiques planctonophages couplé à la salinité élevée des eaux, ont entraîné une abondante production de plancton qui, après sa mort, sédimente en grande partie dans la zone.

Afin d'occuper les niches écologiques alors vacantes, en 1958, Alphonse Collard, ingénieur agronome belge introduisit *Limnothrissa miodon*, un petit clupéidé endémique de lac Tanganyika. Cette espèce opportuniste c'est bien adaptée à l'exploitation d'une grande variété de ressources présente dans le lac. Du point de vue économique, le stock exploitable de ce poisson est de l'ordre de 2000 à 3000 tonnes/an avec des variations saisonnières marqués (Spliethoff *et al.*, 1983). Cette introduction a été considérée comme désastreuse pour les communautés planctoniques. En effet, dans le lac Kivu, le métazooplancton pélagique était principalement composé de Copépodes et de Cladocères, dont *Daphnia curvirostris* Eylmann, (Verbeke 1957). Dans les années 80 et 90, différentes études réalisées sur le lac ont pu révéler la disparition de cette grande Daphnie et la présence de Cladocères de petite taille (Descy & Fourniret 1991, Dumont 1986). Actuellement, le zooplancton pélagique du lac Kivu, dans le bassin de Bukavu, est principalement composé de quatre espèces de Copépodes, *Thermocyclops crassus* (Fischer 1853), *Thermocyclops consimilis* (Kiefer 1934), *Mesocyclops aequatorialis* (Kiefer 1920) et *Mesocyclops leucartii* (Claus 1857), de deux espèces de Cladocères, *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin 1848) et *Moina micrura* (Kurz 1874) ainsi que de Rotifères comprennent *Trichocerca spp.*, *Keratella spp.*, *Asplanchna spp.*, *Brachionus spp.* et *Lecane sp.*

Au point de vue de la caractérisation phytoplanctonique, la biomasse algale fut estimée par Hecky et Kling (1987), en 1972, comme étant comprise entre 550 et 2100 mg/m<sup>3</sup> avec une valeur moyenne de 1100 mg/m<sup>3</sup>. Celle-ci est représentée pour 70 à 90 % de la biomasse par des Cyanophycées et des Chlorophycées. Dans la baie de Sake, d'autres groupes ont également été retrouvés, il s'agit des Péridiniens et de diatomées. En 1991, Descy a estimé que la biomasse phytoplanctonique était faible (moins de 1 µg chl a/l) et cela car elle est carencée en nutriments (N, P) et probablement sévèrement limitée en phosphate. La production primaire a également été mesurée en zone côtière par Descy et est relativement élevé : 0,8 à 0,9 g C/m<sup>2</sup> j. Les mesures réalisées en zones pélagiques ont donné des résultats moindre de l'ordre de 0,33 g C /m<sup>2</sup>.j.

Comme on peut aisément le constater, ces différentes études révèlent les lacunes dans les connaissances actuelles de l'écosystème du lac Kivu. Les études menées ont généralement été de trop courte durée, discontinues, limitées à une petite partie non représentatives de tout l'écosystème ou encore ne traitant que d'une problématique isolée. Il existe cependant depuis

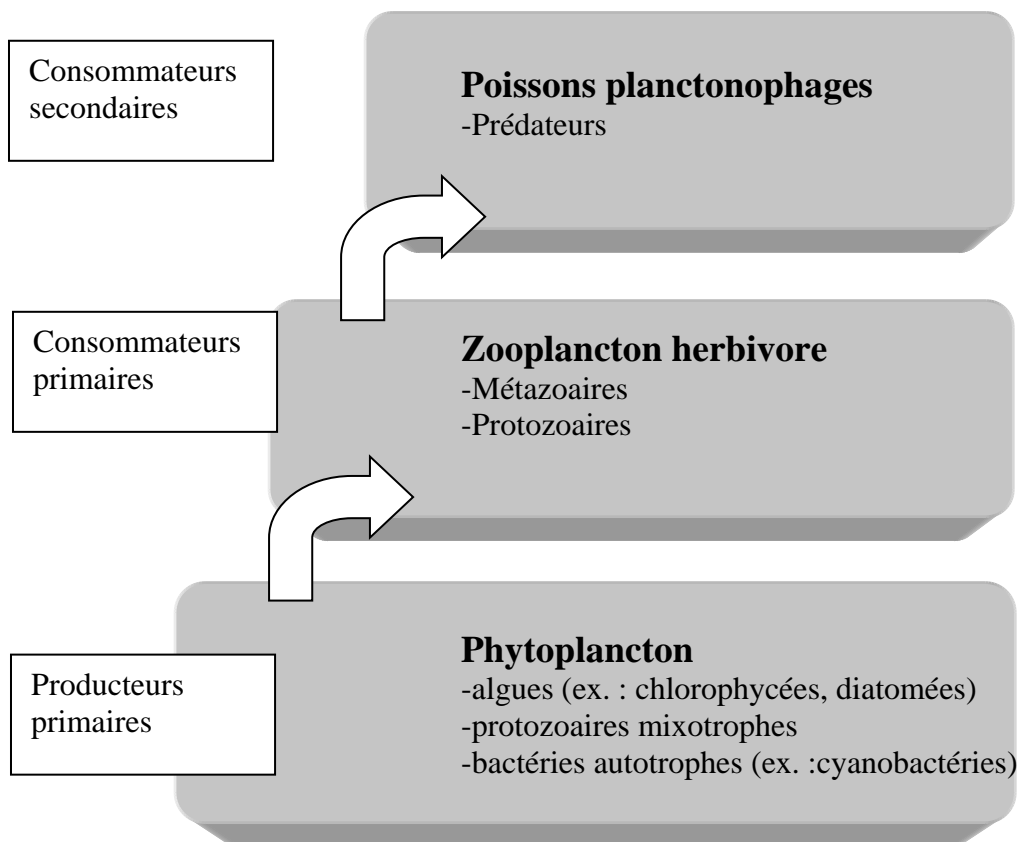
quelques années un suivi du métazooplancton, et depuis 2002 un suivi du phytoplancton et de la production primaire qui permettront une meilleure connaissance du fonctionnement écologique du lac.

Toutefois, aucune caractérisation de la boucle microbienne n'a été réalisée. Or, les études menées sur le lac Tanganyika démontrent le rôle important de la boucle microbienne dans les lacs tropicaux. Hecky *et al.* (1981) y ont mesuré une abondance de  $14.10^6$  à  $4.10^6$  bactéries par ml. Ce rôle trophique de la production bactérienne a d'ailleurs été postulé afin d'expliquer la forte production ichtyologique du lac Tanganyika. D'autre part, la forte limitation par les nutriments dans la biozone du lac Kivu devrait favoriser le picoplancton. Il est donc important d'étendre les connaissances actuelles de la boucle microbienne au sein de ce milieu lacustre afin de permettre une meilleure compréhension de son fonctionnement général, menant à une meilleure gestion durable de ses ressources.

# 1 Le réseau trophique pélagique en milieu lacustre

## 1.1 La chaîne trophique classique

Les communautés constituées d'un ensemble de populations sont façonnées par un réseau d'interactions dont les plus importantes sont de nature trophique. Classiquement, la structure trophique des systèmes aquatiques est représentée de façon linéaire et est établie selon un schéma comprenant les producteurs primaires, consommateurs primaires, consommateur secondaires, ... (fig.4). De manière générale, le phytoplancton, responsable de la fixation du dioxyde de carbone par l'absorption d'énergie lumineuse, alimente le reste de la chaîne alimentaire : le zooplancton et les poissons (Lancelot, 1979). Le bactérioplancton n'a dès lors qu'une influence mineure sur le reste du réseau trophique planctonique, les bactéries n'ayant qu'un rôle de minéralisateur de la matière organique. Cependant, le taux de croissance rapide et l'efficacité de croissance potentiellement élevée des bactéries aquatiques ont suggéré à beaucoup de chercheurs que la production bactérienne hétérotrophe représente un lien important entre les détritiques, la matière organique dissoute et de plus hauts niveaux trophiques. (Pomeroy, 1974 ; Paerl, 1978 ; Porter *et al.*, 1979 ; Williams, 1981).



*Fig. 4 : Structure classique de la chaîne trophique pélagique.*



## 1.2 La boucle microbienne

Alors qu'une sous-estimation du bactérioplancton persistait, conséquence des techniques d'évaluation des populations bactériennes dont les résultats étaient toujours inférieurs à la réalité, l'introduction des techniques de dénombrement direct des bactéries par microscopie à épifluorescence (Porter et Feig, 1980) et le développement de méthodes immunologiques liées à l'utilisation d'anticorps monoclonaux ont pu révéler des densités bactériennes ( $10^5$  à  $10^7$  cell./ml) nettement supérieures aux résultats obtenus sur cultures de bactéries en milieux gélosés et après incubation à des températures élevées.

Aussi, l'utilisation, en microscopie à épifluorescence, de fluorochromes spécifiques des protéines ou des acides nucléiques a également permis de mettre en évidence la présence d'une abondante communauté de protistes flagellés hétérotrophes ( $10^2$  à  $10^5$  cell./ml), alors que ces types de protozoaires sont les principaux prédateurs des bactéries (Caron, 1983).

Les bactéries représentant, dès lors, une biomasse importante distribuée dans un grand nombre d'individus de petite taille indiquaient une surface réactive plus importante que le reste de la communauté planctonique (Williams, 1981). Les rapports de biomasse alloués aux différents organismes hétérotrophes de la chaîne trophique durent être revus afin d'y inclure ces nouvelles données concernant les bactéries. Le concept de boucle microbienne fut donc introduit par Azam *et al.* (1983), mentionnant que les bactéries interviennent en tant que distributeur de biomasse disponible pour les niveaux trophiques supérieurs, en plus de leur rôle de reminéralisateurs. Les bactéries vont alors alimenter les nanoflagellés hétérotrophes, les ciliés et même le métazooplancton, ceux-ci consommés par des prédateurs vertébrés ou invertébrés du niveau trophique supérieur (fig. 5). Les liens trophiques se multiplient avec une augmentation des pertes entre deux niveaux trophiques par la respiration.

D'un autre côté, cette perte est compensée par la consommation de bactéries par le proto- et le métazooplancton permettant ainsi une restitution du Carbone Organique Dissous (COD) que l'on croyait perdu pour la chaîne trophique (Sherr *et al.* 1987). De plus, les bactéries séquestrent de façon efficace les nutriments minéraux. Elles sont consommées par les flagellés dont l'efficacité d'assimilation de carbone est de 60 %, les 40 % restant étant rejeté dans les fèces. Le rôle de la boucle microbienne, comprenant également le microzooplancton, est particulièrement important dans le recyclage rapide des nutriments.

## 1.3 Origine des matières organiques

Les apports de MO dans les eaux peuvent être de nature différente. Il peut s'agir d'apports autochtones, provenant de la production primaire et d'apports allochtones, provenant des activités domestiques, industrielles, agricoles ou de type humique résultant du lessivage des sols du bassin versant.

Le passage de la matière organique du phytoplancton aux bactéries peut se faire suivant différents mécanismes. Le premier est l'excrétion phytoplanctonique. Il s'agit d'un

processus tout à fait courant des producteurs primaires (Descy *et al.*, 2001) qui libèrent des molécules de faible poids moléculaire afin d'évacuer l'excédent d'énergie. Le taux de relargage peut varier en fonction de différents paramètres : l'espèce, qui possède un taux d'excrétion propre (Hellebust, 1965) ; l'âge de la cellule qui en vieillissant augmente la porosité de sa membrane (Sell et Overbeck 1992) ; la limitation en nutriments qui augmente l'excrétion (Lancelot, 1983) ; les rayonnements lumineux trop élevés, favorisant l'excrétion par le phénomène de photorespiration et la turbulence des eaux qui réduit la couche limite de diffusion des cellules algales, favorisant ainsi la libération des produits de la photosynthèse (Köhler, 1997).

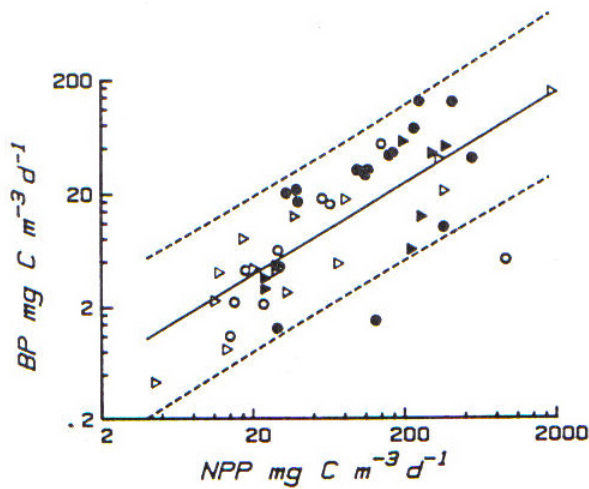
La mort du phytoplancton libère également de la matière organique (MO) ainsi que la prédation par le métazooplancton lors de l'ingestion des algues (sloppy feeding).

## 1.4 Régulation des populations bactériennes

Une quantité considérable (5 à 50 % selon Larsson et Hagström, 1982) de carbone fixé par les algues est libérée, celle-ci est appelée PDOC (Photosynthetically Produced Dissolved Organic Carbon) et englobe toutes les formes de carbone délivrées par le phytoplancton (Wiebe et Smith, 1977). Suivant la représentation classique de la chaîne trophique, le PDOC n'est utilisé par aucun organisme et est donc perdu. Cependant, il apparaît que ce carbone organique peut supporter la croissance de micro-organismes planctoniques, principalement des bactéries, qui vont donc avoir un rôle important dans le cycle du carbone (Joiris, 1977). Une part importante du PDOC métabolisée par les bactéries provient donc des exsudats algaux (Lancelot, 1979). Le bactérioplancton peut ainsi consommer 30 à 60 % de la production primaire via les matières organiques dissoutes et cela rapidement (Williams, 1981 ; Azam *et al.*, 1983 ; Cole *et al.*, 1988).

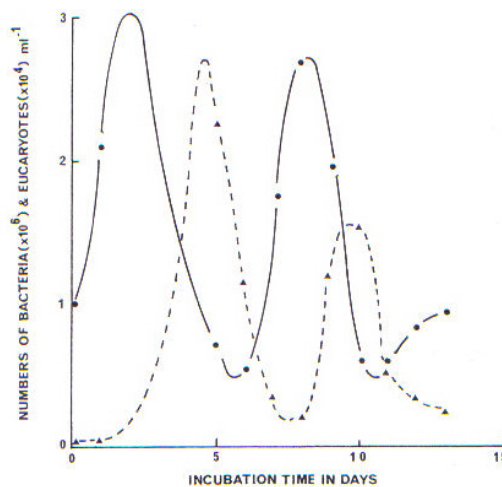
En milieu marin, la production bactérienne, variant en fonction des apports en carbone et nutriments, peut être inhibée par une limitation de ces ressources (Azam *et al.* 1983). Aussi, la production bactérienne est significativement et positivement corrélée à la production primaire algale. Cette relation entre production bactérienne (BP) et la production primaire nette (NPP), toutes les deux exprimées par des volumes d'eau de la zone photique, peut être représentée par la régression suivante (Fig. 6) :

$$\text{Log BP} = 0.75 \text{ Log PP} - 0.093$$



**Fig. 6 :** Corrélation entre production bactérienne et production primaire nette. Les points blancs correspondent au milieu marin, les noirs à l'eau douce (Cole et al., 1988).

Cependant, les populations bactériennes doivent également être régulées autrement que par leurs besoins nutritionnels. En effet, les bactéries présentent un rapport surface-volume important ce qui les rend capable d'assimiler les nutriments même en de très faible concentration (Vaccaro *et al.*, 1977 ; Albright *et al.*, 1980). Les études de Fenchel (1982) ont montré qu'il existe une relation entre les populations bactériennes et celles de nanoflagellés hétérotrophes, capables de filtrer 12 à 67 % de la colonne d'eau par jour. Ces observations ont établi une relation de type proie-prédateur. Cela explique que les nanoflagellés en laboratoire, répondant à l'abondance de nourriture, présentent un pic décalé de quatre jours par rapport au pic des bactéries (Fig. 7).

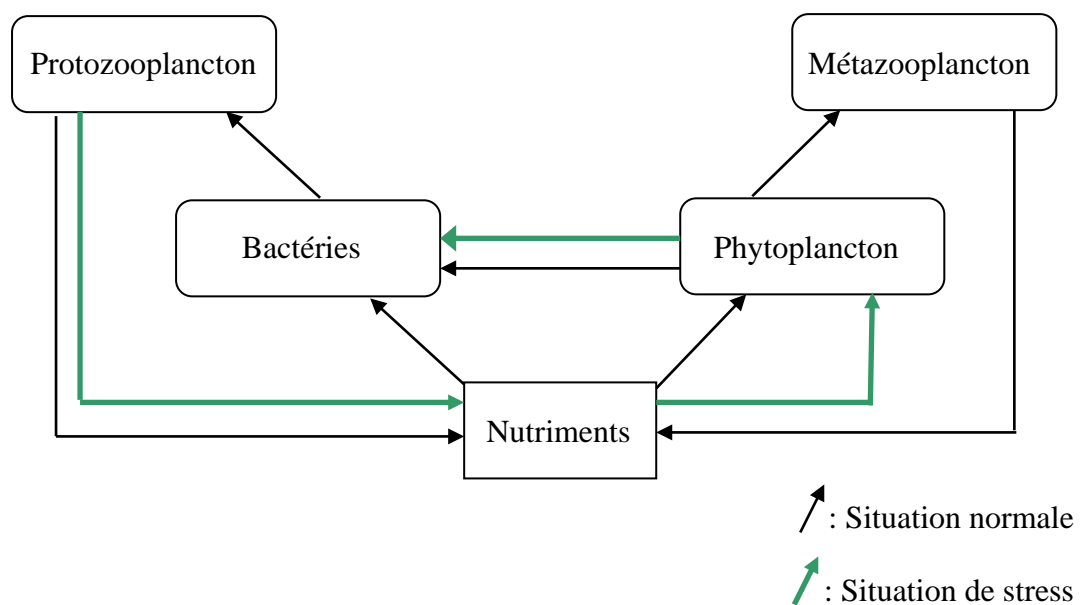


**Fig. 7 :** Oscillation de la densité de bactéries et de petits organismes eucaryotes (de 3 à 10  $\mu\text{m}$ ), montrant une relation de type proie-prédateur (Thingstad unpubl. dans Azam et al., 1983).

Les flagellés, par leur forte prédation sur les bactéries, effectuent un contrôle sur celles-ci et influencent donc de façon considérable la compétition pour les nutriments entre phytoplancton et bactéries hétérotrophes. Ces prédateurs vont être à leur tour consommés par le microzooplancton. Flagellés et microzooplancton font partie des organismes couvrant la même classe de taille que le phytoplancton et permettent ainsi de renvoyer de l'énergie provenant de la boucle microbienne vers la chaîne alimentaire classique. Cependant, la prédation sur les bactéries n'est pas l'exclusivité des nanoflagellés hétérotrophes. Des flagellés mixotrophes (Porter, 1988), ainsi que d'autres protozoaires, les ciliés (Carrias *et al.*, 1996), mais aussi des métazoaires, notamment des cladocères (Jürgens, 1994) et les rotifères (Ooms-Wilms, 1997) se nourrissent également des bactéries.

Le grazing par des protistes phagotrophes, et par les nanoflagellés hétérotrophes (HNF) du compartiment supérieur du réseau trophique, a été identifié comme étant le principal facteur de perte bactérienne (Fenchel 1982, Sherr et Sherr 1984, Wright et Coffin 1984, Pace 1988). Les protozoaires hétérotrophes ciliés sont les plus grands des protozoaires (jusqu'à 200  $\mu\text{m}$ ). Ils se nourrissent de bactéries (Sherr, 1986), de nanophytoplancton (2 à 20  $\mu\text{m}$ ) mais également de petits protozoaires, principalement des flagellés. Les nanoflagellés hétérotrophes sont plus petits que les ciliés et sont constitués d'une cellule et d'un ou deux flagelles pas toujours visibles.

Bratbak et Thingstad, en 1985, posèrent le problème lié au comportement paradoxal du phytoplancton qui, en période de stress nutritionnel, stimule la croissance du bactérioplancton. Celui-ci étant capable d'une assimilation plus efficace des nutriments inorganiques se présente donc comme un compétiteur direct du phytoplancton. Stone, en 1990, démontra que l'activité de broutage et de recyclage des protozoaires permettait de soulager la pression compétitive des bactéries sur le phytoplancton, en procurant un supplément de nutriments accessibles au phytoplancton (Fig.8).



**Fig. 8 :** Modèle illustrant les interactions entre phytoplancton, bactéries, protozoaires, zooplancton et nutriments (Stone L., 1990)

## 1.5 Influence du milieu

En limnologie, la concentration des différents nutriments permet souvent de distinguer les milieux. C'est ainsi qu'un milieu eutrophe est riche en nutriments inorganiques et la biomasse de producteurs primaires y est importante. A l'opposé, le milieu oligotrophe est caractérisé par une eau claire, pauvre en nutriments, donc relativement pauvre en organismes.

Les milieux oligotrophes, pauvres en nutriments, favorisent les organismes de petite taille dont le rapport surface-volume est élevé. De plus, l'excrétion phytoplanctonique est importante, dans ce type d'environnement (Lancelot, 1983). Cette augmentation de la production bactérienne va diminuer encore plus la disponibilité des nutriments pour le phytoplancton. Cependant, le grazing des bactéries par les protozoaires permet la récupération des MO et des nutriments, la boucle microbienne joue donc un rôle de stabilisateur (Stone, 1990). L'importance de la boucle microbienne dans le milieu oligotrophe lui confère une capacité de reminéralisation élevée.

En milieu eutrophe, la forte biomasse phytoplanctonique favorise le macrozooplancton et la boucle microbienne n'intervient que pour optimiser la biosynthèse en récupérant les MOD provenant des rejets métaboliques des autres niveaux du réseau trophique. Le métazooplancton bactériovore, court-circuitant la boucle, réduit le nombre de niveaux trophiques et donc les pertes par respiration. La chaîne trophique classique est donc dominante.

Un plus grand rapport entre la matières organiques dissoutes et la matières organiques particulaires caractérise les lacs et les océans oligotrophes en comparaison avec les systèmes eutrophes. Cette dominance des MOD supporte largement la prédominance d'un réseau trophique microbien, alors que les eaux eutrophes dominées par des MOP sont plus susceptibles de soutenir la prédominance d'une chaîne trophique de type "grazers" (Wetzel, 1984). A titre d'exemple, le lac Tanganyika présente des taux de production bactérienne compris entre 0,1 et 4,9 mg C m<sup>-3</sup> j<sup>-1</sup>, avec une moyenne de 2,8 mg C m<sup>-3</sup> j<sup>-1</sup> (Sarvala et al., 1999).

## 1.6 Adaptation des bactéries au milieu et à la prédation

La résistance au grazing doit être répandue et importante dans les communautés bactériennes du fait de la grande diversité génotypique et de la plasticité phénotypique des bactéries. Le développement des « GRB » (grazing-resistant bacteria) peut se faire de deux façons : en changeant la composition spécifique d'une communauté, ou en changeant le phénotype d'un génotype donné (Jürgens, Güde, 1994). Des études moléculaires montrent que la composition taxonomique des communautés bactériennes contient une énorme diversité, alors que peu d'espèces forment à elles seules la majorité de la biomasse (Pedrós-Alió, 1993). L'immense potentiel génétique permet une adaptation rapide à la pression sélective du milieu telle que la prédation. La flexibilité morphologique et physiologique des bactéries a été principalement étudiée en réponse à des changements environnementaux (Roszack & Colwell, 1987), essentiellement dans le cas d'une limitation en nutriments

(Tempest & Neijssel, 1978) et la survie lors d'inanition (Kjelleberg, 1993). Cependant, peu de recherches ont étudié les adaptations physiologiques à la prédation.

Les mécanismes permettant d'éviter la prédation n'apportent un avantage à une communauté de bactéries que si cette prédation est un facteur de sélection assez important, ce qui n'est pas le cas des bactéries vivant dans un milieu déficient en nutriments, telles que les eaux oligotrophes, où la disponibilité de l'énergie est le facteur limitant principal de la croissance bactérienne. Dans ce cas, la stratégie dominante est la survie par inanition avec un métabolisme réduit, une petite taille et une croissance faible (ou nulle) (Kjelleberg, 1993). Les stratégies de défenses contre la prédation sont d'importance mineure. De plus, les bactéries des milieux oligotrophes ont avantage à trouver des refuges afin d'éviter le grazing car leur faible densité est insuffisante pour supporter une importante population de prédateurs (Wikner & Hagström, 1991).

De plus, la capacité d'adaptation des bactéries combinée à un haut taux de croissance permet une succession rapide de générations résistantes à la prédation lorsque celle-ci est importante et plus encore lorsqu'une espèce de prédateurs domine (Wikner & Hagström, 1989). Cependant, une résistance absolue est rare ; il existe donc plusieurs degrés de résistance dépendant de différents facteurs. Le type de prédateur prédominant en est un. Les bactéries réduisant leur vulnérabilité face à un prédateur peuvent présenter une faiblesse face à un autre prédateur (Sanders *et al.*, 1992).

La diminution de la taille des bactéries réduit le risque de prédation par des bactérivores et donc constitue une défense contre la prédation sans coût supplémentaire, il s'agit des « ultramicrobactéries ». A l'opposé, la croissance active des bactéries augmente la taille des cellules et de ce fait accroît les risques de grazing par les prédateurs (Sherr *et al.*, 1992).

Il existe également des formes de croissance morphologiquement complexes, rendant les bactéries non consommables pour la majorité des petits protozoaires. Une forte pression de sélection peut causer le changement de la forme d'une population de petites cellules dispersées au profit de morphologie plus complexe (Güde, 1979). Parmi ces formes, on retrouve des filaments, des spirales, des étoiles, et des agrégats de cellules de petite taille. Cependant, les agrégats de plus grande taille vont être la proie d'autres prédateurs et directement consommés (Lawrence *et al.*, 1993).

Une résistance chimique a également été observée pour une part importante des bactéries, celle-ci produit une substance toxique inhibant la croissance du protozooplancton (Curds et Vandyke, 1966 ; Barna et weis, 1973). Cette adaptation implique la diminution de la digestion et de l'assimilation qui suit l'ingestion.

La sécrétion de capsule peut aussi empêcher l'assimilation par des nanoflagellés et agir comme une barrière qui diminue la pénétration des enzymes digestifs, après l'ingestion (Jürgens et Güde, 1990).

La motilité des bactéries, associé au chimotactisme, leur permet de localiser les microzones riches en substrat organique (Azam et Ammerman, 1984) et leur donne donc un avantage compétitif par rapport aux autres microorganismes.

Dans les eaux pélagiques, la majorité des bactéries sont suspendues librement dans la colonne d'eau, sans refuge. Cependant un petit nombre de microorganismes peut s'accrocher à un substrat ce qui leur confère une meilleure résistance à la prédation des protozoaires (Brettar et Höfle, 1992).

## 1.7 Biomasse et production bactérienne

Hecky & Fee (1981) ont estimé la biomasse bactérienne presque égale à la biomasse phytoplanctonique au niveau de la zone photique du lac Tanganyika ; elle représenterait une source de nourriture importante pour la chaîne alimentaire pélagique. Sarvala *et al.* (1999), pour leur part, estiment que la communauté bactérienne ne joue pas un rôle important dans la chaîne alimentaire.

Les volumes bactériens sont souvent calculés en considérant les bactéries comme des sphères (Watson *et al.*, 1980 ; Fuhrman et Azam, 1980).

Le biovolume moyen d'une bactérie est calculé à l'aide de la formule suivante :

$$Vb = (3,14 (l \cdot L)^3) / 6$$

Où « l » représente la largeur et « L » la longueur  
et « Vb » est exprimé en  $\mu m^3$

La biomasse est calculée à l'aide de la formule suivante (Simon & Azam, 1980) :

$$Bb = Vb \cdot (130 \cdot 10^{-15} + 350 \cdot 10^{-15} \cdot \text{EXP}(-Vb/0,0035))$$

Où Bb s'exprime en  $fg \cdot C \cdot l^{-1}$

L'assimilation de MO permet aux bactéries d'accroître leur biomasse grâce à la production bactérienne :

$$P = \mu \cdot B$$

Où : P = Production bactérienne ( $\mu gC \cdot l^{-1} \cdot h^{-1}$ )

$\mu$  = Taux de croissance ( $h^{-1}$ )

B = Biomasse bactérienne ( $\mu gC \cdot l^{-1}$ )

La productivité peut être mesurée à partir du taux de synthèse de l'ADN bactérien (Fuhrman et Azam, 1980). Cette synthèse est directement proportionnelle au taux de division cellulaire. Une incubation en présence d'un nucléoside radioactif nous fournira une vitesse d'incorporation correspondant donc à une production bactérienne.

L'estimation de la production bactérienne peut donc être réalisée par la quantification des taux d'incorporation de  $^3H$ -thymidine dans l'ADN, (Furmann et Azam, 1980), à faible concentration, afin d'éviter l'assimilation par d'autres organismes tel que les protozoaires.

Les progrès réalisés en microscopie ont permis d'avancer réellement dans l'estimation de biomasse bactérienne. La microscopie à épifluorescence ainsi que les microscopes

électroniques à balayage et à transmission permettent les premiers comptages réels. La première technique, basée sur l'observation de bactéries marquées par un colorant fluorescent, ayant l'avantage de permettre la distinction entre des bactéries et des particules de taille semblables.

## 1.8 Le protozooplancton

La prédation constitue un facteur essentiel à l'organisation des écosystèmes aquatiques, de la structure de taille et de la composition spécifique des différents niveaux trophiques (Brooks et Dodson, 1965 ; Hairston et Hairston, 1993).

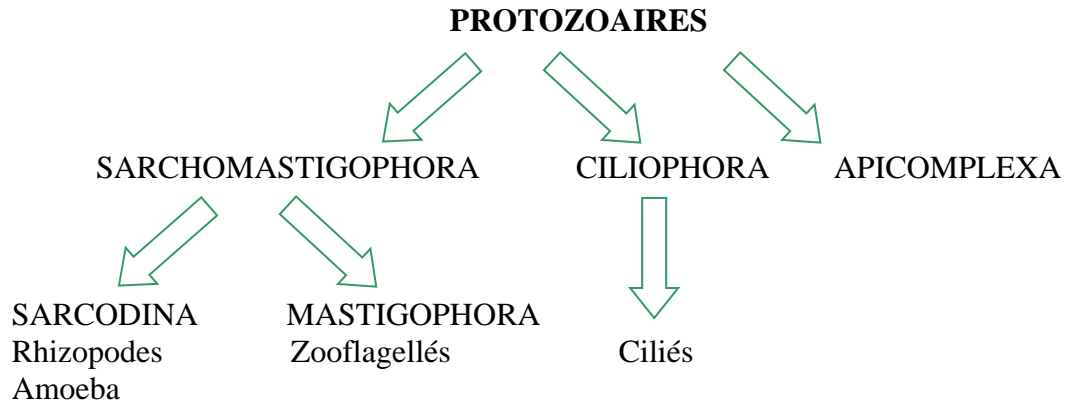
Plusieurs études ont démontré l'importance des protozoaires en tant que prédateurs de bactéries hétérotrophes, de cyanobactéries et de nanoplancton phototrophe. Le protozooplancton joue donc un rôle de grande importance dans la décomposition et la reminéralisation de la matière organique. Les nanoflagellés hétérotrophes (2-20µm de diamètre) participent de façon indispensable au transfert d'énergie au sein de la chaîne alimentaire planctonique, comme les premiers brouteurs de bactéries ainsi que comme proies pour les protistes et les métazoaires de plus grande taille (Fenchel, 1982 ; Sieburth et Davis, 1982 ; Azam *et al.* 1983 ; Sieburth, 1984 ; Sherr et Sherr, 1994). Ces hétérotrophes sont également une source potentielle de nutriments et de matériel organique dissoute qui constitue le résultat de leur activité de broutage (Goldman et Caron, 1985 ; Caron et Goldman, 1990).

L'abondance totale des protozoaires nanoplanctoniques peut être aisément estimée par des méthodes standards de dénombrement utilisant l'épifluorescence (Sherr *et al.*, 1993), mais cette méthode ne permet pas de révéler l'ultrastructure permettant de déterminer l'identité taxonomique de l'individu. C'est ainsi que les connaissances actuelles concernant l'abondance spatiale et temporelle ainsi que la dynamique des espèces individuelles dans la colonne d'eau sont peu étendues.

Une récente approche est la technique FISH, rendant possible l'identification et l'énumération des taxon spécifiques de microorganismes sans isoler les individus, et sans culture. Il s'agit de l'hybridation *in situ* de toutes les cellules avec des segments d'oligonucléotides visant le rARN. Ceux-ci sont choisis pour leur petite taille et pour être complémentaire de séquence de rRNA spécifique à une espèce d'intérêt. Cette séquence est dévoilée par fluorescence (soit directement ou via une seconde molécule) et vérifiée par microscopie à épifluorescence et par cytométrie de flux. (DeLong *et al.*, 1995 ; Amann *et al.*, 1990 ; Lim *et al.*, 1993 ; Manz *et al.*, 1995 ; Simon *et al.*, 1995).



La classification des différents protozoaires peut être présentée de la manière succincte suivante :



Pouvant atteindre 200  $\mu\text{m}$ , les ciliés représentent les plus grands protozoaires. Ils se nourrissent de bactéries, du petit phytoplancton mais également des petits protozoaires, généralement les flagellés. Au sein des ciliés, une distinction peut se faire suivant la répartition des cils, on les divise alors en Holotriches, Péritriches et Spiotriches.

La vitesse d'ingestion des ciliés est généralement de l'ordre de la centaine de bactéries ingérées par individu et par heure, cela dépendant de l'espèce et des conditions du milieu; les flagellés, eux, se contentent plutôt de quelques bactéries par individu et par heure. Habituellement, les ciliés exercent moins d'influence sur les populations bactériennes que les flagellés du fait de leur faible densité par rapport aux flagellés beaucoup plus nombreux (Menon *et al.*, 1996).

Les flagellés sont donc les principaux acteurs dans la prédation des bactéries. On peut séparer les flagellés en deux populations distinctes: les dinoflagellés et les nanoflagellés hétérotrophes (HNF). Les dinoflagellés (phylum des *Dinoflagellata*) se caractérisent par leur dinocaryon, appareil nucléaire spécial. Le corps est recouvert de plaques corticales avec deux flagelles situés dans deux sillons, l'un transversal et l'autre longitudinal. Les HNF sont plus petits que les dinoflagellés et n'ont pas de caractéristiques spéciales, ils se constituent d'une cellule plus ou moins sphérique et un ou deux flagelles pas toujours visibles. Les HNF présentent des densités souvent très élevées par rapport à tous les autres protozoaires.

Les amibes ou sarcodines, pour se mouvoir, peuvent étirer des pseudopodes modifiant ainsi la forme générale de la cellule. Ces pseudopodes servent aussi à encercler leur proie. Elles sont généralement peu représentées par rapport au reste de la communauté de protozoaires, ce qui permet de négliger leur influence sur la boucle microbienne.

## 1.9 Le métazooplancton

Outre son rôle dans le transfert d'énergie vers les niveaux trophiques supérieurs, le zooplancton influence de manière significative les producteurs primaires autotrophes et hétérotrophes par différents mécanismes directs ou indirects tels que la prédation, la compétition et l'excrétion de matière particulaire ou dissoute (Matveev et al., 2000). Le zooplancton métazoaire est essentiellement composé de trois groupes : les cladocères et copépodes, appartenant à la classe des crustacés, et les rotifères qui se rapprochent phylogénétiquement des vers non segmentés.

### 1.9.1 Les rotifères

Les rotifères sont représentés par près de 2000 espèces dont la taille varie entre 100 et 800  $\mu\text{m}$ . On les retrouve dans tous les milieux aquatiques, mais leur développement maximal a été observé en eau douce. La phylogénie moléculaire les rapproche de diverses catégories de vers non segmentés (Némathelminthes, Gastrotriches et Plathelminthes). Trois classes divisent le phylum : celle des *Monogononta*, des *Bdelloidea*, et des *Seisonoidea*.

L'organisation anatomique des rotifères présente trois parties distinctes : la tête, le corps et le pied (fig. 9).

La tête constitue la partie antérieure plus ou moins individualisée de l'animal. Elle porte une couronne ciliaire bordant l'apex de la tête et un espace péribuccal garni également de cils. Leur rôle est d'assurer le déplacement par un mouvement vibratile des cils ainsi que d'engendrer un courant d'eau amenant les particules en suspension vers la bouche (Dumont, 1977).

Le corps est souvent recouvert d'une tunique de nature scléroprotéique plus ou moins épaisse, sécrétée par l'hypoderme, appelé la lorica. Directement après la bouche, dans la cavité pharyngienne dotée de puissants muscles, se trouve le mastax, un organe composé de pièces dures adaptées au broyage et à la préhension. Le pied n'est pas présent chez toutes les espèces. Il est absent chez les espèces planctoniques, mais développé chez les espèces benthiques. Musculeux et rétractile, il est muni d'orteils à la base desquels se trouvent des glandes pédieuses à sécrétion adhésive.

Les Monogonontes ont une reproduction basée essentiellement sur la parthénogenèse. Les populations sont constituées essentiellement de femelles diploïdes à ovaire unique. Les Bdelloïdes, quant à eux, sont digonontes, ils possèdent deux ovaires.

Les rotifères produisent des œufs de manière continue tout au long de leur période féconde, ceux-ci peuvent être soit portés par la mère, soit émis dans le milieu. Le nombre de noyaux est fixé à la fin de l'embryonnement, et aucune division cellulaire ne peut se produire après l'éclosion.

L'écologie alimentaire des rotifères dépend de la morphologie de l'appareil ciliaire et du mastax. Les particules exploitées varient entre 3 et 20  $\mu\text{m}$ , le mécanisme de collecte est

souvent réduit à la filtration d'un volume d'eau brassée par les cils correspondant à une dizaine de  $\mu\text{l}$  par heure. Ils sont capables d'exploiter des ressources allant d'une grande variété de types algaux jusqu'aux bactéries en passant par des particules détritiques et de petits protozoaires.

### 1.9.2 Les copépodes

Les copépodes constituent une classe divisée en 10 ordres dont la plupart comprennent des espèces marines ou saumâtres. Près de 11 500 espèces ont été dénombrées. Leur corps est également divisé en trois parties : une tête, un thorax, et un abdomen (Fig. 10). Trois ordres se retrouvent dans les eaux douces, il s'agit des Cyclopoïdes, des Calanoïdes et des Harpacticoïdes.

La reproduction des copépodes est obligatoirement sexuée, la parthénogenèse n'est qu'exceptionnelle. Les individus femelles portent leurs œufs fécondés dans un ou deux sacs attachés à leur abdomen. Ces œufs éclosent pour donner de petites larves *nauplii* nageuses. Pour arriver au stade adulte, le nauplius va traverser 10 étapes de développement (5 stades nauplii et 5 stades copépodites), partagés par une succession de mues au cours desquelles sont ajoutés les segments thoraciques et les appendices. La durée du développement dépend principalement de la température et de la concentration en nourriture.

Le régime alimentaire des copépodes est très varié. Les cyclopoïdes, omnivores, peuvent être herbivores stricts ou alors à l'opposé prédateurs très spécifiques, alors que les calanoïdes sont plus généralement herbivores à omnivores. Ces derniers présentent un mode de collecte fondé sur la détection et la capture active, ainsi qu'une sélectivité des particules étonnante. Celle-ci est basée sur la sensibilité aux informations chimiques et mécaniques.

Les copépodes peuvent également créer un courant qui focalise l'eau autour du corps de l'animal. Les très petites particules sont transportées passivement par ce courant d'eau et passent par la seconde paire de maxilles sans être détectées par le copépode. Il s'agit du mode de nutrition passive. Les particules sont alors capturées par un mouvement de filtration de faible amplitude dit « de peignage » et amenées à la bouche.

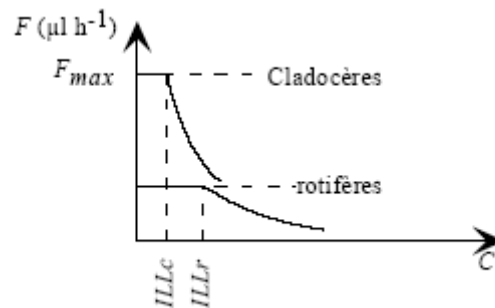
### 1.9.3 Les cladocères

Les cladocères constituent un groupe monophylétique rattaché à la classe des Branchiopoda. Environ 400 espèces réparties en près de 80 genres appartenant à 11 familles réparties en 4 sous-ordres ont été recensées. On les retrouve dans tous les milieux aquatiques continentaux et marins et connaissent leur développement optimal en eaux douces. Le corps des cladocères ne présente aucune segmentation visible, mais comporte tout de même trois parties : une tête protégée par une capsule céphalique, un thorax et un post-abdomen protégés par une carapace bivalve (Fig. 11). La tête est porteuse d'un œil unique, composé d'un champ pigmentaire central flanqué de cristallins périphériques. Sept à huit paires d'appendices garnissent la face ventrale de l'animal et des antennes ainsi que des antennules sont disposées sur tête.

La reproduction des cladocères s'effectue principalement par parthénogenèse. Les œufs donnent toujours naissance à de jeunes femelles génétiquement identiques à la mère bien que dans certaines conditions environnementales, des mâles puissent apparaître.

Le régime alimentaire des cladocère est similaire à celui des bactéries. Ils sont généralement considérés comme des filtreurs non spécialisés. La collecte de nourriture implique le battement des quatre paires de pattes thoraciques afin de provoquer un courant amenant les particules filtrées vers le sillon buccal, et ensuite vers la bouche. L'efficacité de la collecte va être déterminée par le nombre, l'emplacement et la longueur des soies disposées sur les pattes. La sélection des particules se fait au niveau de la bouche et favorise généralement celles de petites taille.

Les cladocères sont les filtreurs les plus efficaces, pouvant atteindre plusieurs centaines de  $\mu\text{l}$  par heure pour les petites espèces et des valeurs proches du  $\text{ml}$  par heure chez certaines *Daphnia* (Fig. 12). Plus la concentration des particules est élevée, plus la filtration est lente.



**Fig. 12. :** Relation liant la vitesse de filtration  $F$  à la quantité de nourriture.  $ILLc$  et  $ILLr$  représentent le seuil respectif des cladocères et de rotifères (Viroux, 2000).

## 1.10 Impact du métazooplancton sur la boucle microbienne

La boucle microbienne est couplée au métazooplancton par l'intermédiaire des protozoaires, constituant une source de nourriture appropriée au zooplancton. Par la présence ou l'absence de certains cladocères de grande taille peut résulter des structures de la boucle microbienne très différentes (Fig. 13) (Jürgens, 1994). Lorsque *Daphnia* est présente, le phytoplancton broutable et tout le protozooplancton disparaît. Cela peut être expliqué par la dominance du phytoplancton ne rentrant pas dans le régime alimentaire des cladocères et la faible abondance et diversité des protozoaires. Les communautés bactériennes ne subissent alors qu'un faible impact de la prédation des protozoaires. Cependant, *Daphnia* est capable de filtrer de petites particules et consomme donc les bactéries de plus grandes tailles : il en résulte une population composée de bactéries de petite taille. À l'opposé, si *Daphnia* est absente du système, les protozoaires seront plus abondants et plus diversifiés, certains d'entre eux consommeront du phytoplancton. La forte pression exercée par le protozooplancton sur les bactéries va mener au développement de bactéries filamenteuses et en agrégats, qui consiste en une résistance contre le "grazing" des protozoaires et non de *Daphnia*.

## 2 Objectifs

Comme cela vient d'être présenté, la boucle microbienne constitue un réseau d'interactions complexe dans les milieux aquatiques. Bien qu'elle soit déjà étudiée, ou en cours d'étude, dans d'autres écosystèmes lacustres, rien n'a actuellement été réalisé pour le lac Kivu. Ces résultats faisant défaut, le but de ce travail est de combler partiellement cette lacune.

Un des objectifs de ce mémoire est donc d'obtenir une évaluation de l'abondance et de la biomasse des composants du plancton hétérotrophe du Lac Kivu.

Dans cette optique, nous nous sommes particulièrement intéressés aux différents constituants de la boucle microbienne : Les bactéries hétérotrophes, le protozooplancton (nanoflagellés et ciliés), ainsi qu'au métazooplancton (copépodes, cladocères et rotifères).

Ces résultats sont obtenus sur base de prélèvements récoltés au cours d'une période restreinte. Ils représentent donc une première évaluation très partielle des proportions occupées par les différents constituants du plancton hétérotrophe.

Un autre objectif de ce mémoire est d'établir une comparaison avec le lac Tanganyika, et de ses différents compartiments planctoniques.

# **Matériel et méthodes**

# **Résultats et discussion**

# **Conclusions et perspectives**



# 1. Prélèvements des échantillons

Les échantillons ont, tout d'abord, été prélevés au cours d'une croisière, réalisée entre le 06 et le 20 mars 2004. Lors de celle-ci quatre sites ont été échantillonnés : le bassin Ouest, Nord, Est, et la baie de Kabuno. Deux cycles de 24 heures ont, ensuite, été effectués dans la baie d'Ishungu (le 06-03-2004 et le 20-03-2004), durant lesquels des prélèvements ont été réalisés toutes les 6 heures.

Les échantillonnages ont été réalisés à l'aide d'une bouteille de Van Dorn de 20 litres tous les 0, 5, 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80 et 90 mètres. A partir de ce volume, des paramètres physico-chimiques, des dosages de nutriments, des incubations en vue d'évaluer la production primaire et bactérienne, des estimations de l'abondance des protozoaires, des bactéries et du picophytoplancton ont été menés. Des prélèvements ont également été réalisés à l'aide d'une trappe de Schindler et d'un filet à plancton afin d'estimer l'abondance du zooplancton et de tester l'efficacité des deux techniques d'échantillonnage.

## 2. Analyses physico-chimiques

### 2.1 Alcalinité

Les mesures d'alcalinité ont été réalisées par une méthode titrimétrique : 50 ml d'eau filtrée sont titrés par de l'HCl 0,1 N, en présence d'un indicateur, le rouge de méthyl, virant de couleur à pH 4. L'alcalinité totale, représentant essentiellement les ions  $\text{HCO}_3^-$  et  $\text{CO}_3^{2-}$ , est estimée par la quantité d'acide nécessaire pour faire virer l'indicateur.

### 2.2 Température, pH, oxygène, conductivité

Ces différentes mesures sont réalisées simultanément lors de l'échantillonnage, par un CTD (Conductivity Temperature Depth Recorder) de type Hydrolab Datasonde 4 a.

### 2.3 Transparence de l'eau

La transparence de l'eau, mesurée chaque semaine au point d'échantillonnage, a été estimée de deux façons différentes. La première méthode est celle du disque de Secchi. La profondeur à partir de laquelle ce disque blanc de 20 cm de diamètre n'est plus visible correspond approximativement à 15 % de l'intensité lumineuse à la surface. Il permet une bonne estimation du coefficient d'extinction lumineuse :

$$k = \frac{1,7}{p}$$

La profondeur de la zone photique peut ensuite être calculée par la formule :

$$Z_{eu} = \frac{4,6}{k}$$

La seconde méthode est celle réalisée par la mesure simultanée de l'intensité lumineuse dans l'air ( $I_o$ ) et sous l'eau, à différentes profondeurs ( $I_z$ ), grâce à deux sondes LI-COR. Une de celles-ci est un capteur immergé dont la sonde à 360° reçoit la lumière de toutes les directions. Une relation linéaire peut ensuite être établie. Elle permettra de connaître de façon précise le coefficient d'extinction de la lumière  $k$ .

$$\ln\left(\frac{I_z}{I_o}\right) = k z$$

## 2.4 Nutriments

L'eau destinée au dosage des nutriments était soit analysée le lendemain de l'échantillonnage après conservation au frigo dès le retour au laboratoire, soit conservée au congélateur pour être analysée la semaine suivante.

### 2.4.1 Azote

L'azote inorganique dissous dans l'eau est présent sous trois formes : nitrites, nitrates et ammoniacque. Tous les dosages des différentes formes d'azote sont réalisés sur de l'eau filtrée sur filtre en fibre de verre Macherey-Nagel GF/5.

#### 2.4.1.1 Nitrites

Les nitrites ont été dosés à l'aide du kit Nanocolor Test 67. Cette méthode consiste en une détermination photométrique à l'aide d'acide sulfanilique et de 1-naphtylamine. La mesure de l'absorbance est réalisée dans des cellules de 40 mm, sous une longueur d'onde de 520 nm.

#### 2.4.1.2 Nitrates

Les nitrates ont été dosés à l'aide du kit Nanocolor Test 1-63. Le procédé est similaire à celui du dosage des nitrites, après réduction des nitrates en nitrites.

#### 2.4.1.3 Ammonium

L'ammonium réagit avec des ions hypochlorites, provenant de l'hydrolyse alcaline de dichloroisocyanurate de sodium, en présence de nitroprussiate de sodium. Le composé coloré formé est lu en absorbance au spectrophotomètre à une longueur d'onde de 655 nm.

## 2.4.2 Phosphore

Le dosage des orthophosphates se réalise sur de l'eau filtrée. Il consiste en une mesure d'absorbance à 882 nm, dans des cellules de 40 nm. La coloration bleue, mesurée par le spectrophotomètre, provient de la réduction par de l'acide ascorbique d'un complexe phosphomolybdique, lui-même formé par la réaction, en milieu acide, d'un complexe de molybdate d'ammonium avec les phosphates présents dans l'eau.

## 2.4.3 Silice

La silice « réactive » présente dans les eaux naturelles concerne les formes dissoutes (monomères ou polymères d'acide orthosilicique  $\text{H}_4\text{SiO}_4$ ).

A pH acide, les ions siliciliques forment un complexe jaune avec les ions molybdates ; ceux-ci sont ensuite réduits par du chlorure d'étain en un complexe bleu afin d'augmenter la sensibilité. L'absorbance est lue au spectromètre à 815 nm.

# 3. Dosage des pigments chlorophylliens et caroténoïdes par HPLC

## 3.1. Analyse en HPLC

Cette technique permet le dosage des pigments chlorophylliens et caroténoïdes. Les échantillons, constitués par les 2 millilitres d'extraits conservés à  $-25^\circ\text{C}$  dans les fioles en verre sombre, sont refiltrés afin d'éliminer les impuretés résiduelles. Le système HPLC utilisé comprend un « Waters multisolvent delivery system », un injecteur automatique Waters et deux détecteurs : un détecteur à barrettes de diodes Waters 996 et un fluorimètre Waters 470 (réglé pour la détection optimale des chlorophylles et dérivés). La séparation des pigments est obtenue par application d'un gradient ternaire de 30 min, dérivé de Wright *et al.* (1991), avec une composition de la phase mobile identique à celle utilisée par ces auteurs. La colonne est une Waters Nova-Pak C18 de 25 cm de longueur. De façon standard, le volume injecté est de 50  $\mu\text{l}$ . La calibration est effectuée sur base de droites de calibration comportant 3 à 4 points, par injection de volumes croissants de solutions-standards. Celles-ci sont des pigments (chlorophylles et caroténoïdes) purifiés fournis par la firme DHI, Danemark. L'intégration est réalisée à l'aide du logiciel Millennium 2, sur des chromatogrammes en absorbance (à 436 nm) et en fluorescence (pour la chlorophylle b et les dérivés de la chlorophylle a). Les pigments présents dans les échantillons sont identifiés à la fois par leur temps de rétention et par la correspondance de leur spectre d'absorption à 436 nm avec ceux des pigments connus stockés dans une librairie de spectres. Les concentrations en différents pigments sont exprimées en  $\mu\text{g.l}^{-1}$ , en tenant compte du volume d'eau filtrée initialement.

### 3.2. Quantification de la biomasse des différentes classes d'algues

Celle-ci est réalisée à l'aide du logiciel CHEMTAX, mis au point par Mackey *et al.* (1996), destiné à utiliser des pigments marqueurs des classes d'algues présentes dans le plancton pour quantifier leur biomasse. Ce programme réalise une analyse factorielle qui minimise  $[S - C_0 F_0]$ , où  $S$  représente la matrice des concentrations en pigments marqueurs (données provenant de l'analyse en HPLC),  $C_0$  la matrice d'abondance des classes d'algues en équivalents-chlorophylle  $a$ , et  $F_0$  la matrice initiale des rapports pigments marqueurs : chlorophylle  $a$ , optimisées en fonction de traitements antérieurs (Descy *et al.*, 2000). La méthode permet d'utiliser des marqueurs partagés par plusieurs classes (comme par exemple la zéaxanthine chez les cyanobactéries et les chlorophytes), en plus des marqueurs spécifiques (la lutéine chez les chlorophytes). Le programme est rédigé dans le langage MATLAB et est installé sur PC.

### 3.3 Dosage de la chlorophylle $a$ par fluorométrie

Une première estimation de la biomasse peut être connue grâce au dosage de la chlorophylle  $a$  par fluorométrie. Après une calibration préalable du fluorimètre, l'absorbance de chaque échantillon est mesurée. L'absorbance d'un blanc, constitué par 5 ml d'acétone 90 %, est également mesurée. La concentration en chlorophylle  $a$  ( $\mu\text{g.l}^{-1}$ ) est obtenue par la formule :

$$\frac{(F_{ech} - F_{bl}) * 0,2868 * V_e * dilution}{V_f * 1000}$$

où :	<b><math>F_{ech}</math></b>	fluorescence de l'échantillon
	<b><math>F_{bl}</math></b>	fluorescence du blanc
	<b><math>V_e</math></b>	volume de l'extrait (acétone) (10 ml)
	<b><math>V_f</math></b>	volume filtré (l)

La biomasse phytoplanctonique carbonée a été calculée à partir du rapport entre le carbone organique particulaire et la chlorophylle  $a$ . Celui-ci a été déterminé par régression linéaire et vaut 40 pour le lac Kivu (Fig. : 14).

## 4. Composition élémentaire

L'étude de la composition élémentaire d'un échantillon de seston (matières en suspension, comprenant le plancton) se réalise en filtrant trois litres d'eau sur un filtre Macherey-Nagel GF/5, préalablement passés au four pendant une heure à 550 °C, afin d'éliminer les impuretés organiques éventuelles. Les filtres sont séchés et congelés en vue de l'analyse des teneurs en carbone, azote et phosphore du seston.

## 4.1. Mesure du carbone et de l'azote particulaires

L'estimation de la composition en carbone et en azote a été réalisée à l'aide d'un analyseur CARLO ERBA NA 1500. Avant l'analyse de échantillons, l'appareil est calibré à l'aide de quantités connues d'acétanilide (400-4000 µg) placée dans des cupules en étain, et de cupules en étain vides (blancs). Pour chaque échantillon, une portion connue du filtre est prélevée et placée dans une cupule en étain. Les échantillons sont oxydés complètement à une température de 1020 °C. Cette combustion libère du CO<sub>2</sub> et un mélange NO-NO<sub>2</sub>. Ces oxydes d'azote vont être réduites en N<sub>2</sub> dans une colonne de réduction. Les gaz obtenus sont séparés par chromatographie en phase gazeuse, et détectés par conductivité thermique (TCD).

## 4.2. Mesure du phosphore particulaire

Une portion connue du filtre est remise en suspension dans 2 ml d'eau distillée, et hydrolysée au persulfate. Après le passage en autoclave (30 minutes à 120 °C) pour obtenir l'hydrolyse complète, on ajoute du molybdate d'ammonium qui va réagir avec les orthophosphates. La réaction aboutit à un composé de couleur bleue qui permet le dosage du phosphore particulaire par colorimétrie.

# 5. Production primaire

## 5.1. Méthode utilisée

L'estimation de la production primaire phytoplanctonique a été réalisée grâce à la méthode traditionnelle de l'incubation au carbone radioactif (Steeman Nielsen, 1952) en bouteilles claires et sombres.

Tout les 15 jours, 9 bouteilles, correspondant à des intensités lumineuses relatives différentes (soit 59,80 ; 47,30 ; 38,21 ; 32,25 ; 25,88 ; 16,58 ; 8,47 ; 3,77 %) ont été remplies avec 250 ml d'eau provenant des 20 litres d'échantillon moyen de la zone photique. La bouteille correspondant à 0 % d'intensité lumineuse est utilisée pour mesurer l'assimilation hétérotrophe du carbone inorganique. 500 µCi de NaH<sup>14</sup>CO<sub>3</sub> sont ensuite répartis de façon égale dans chaque bouteille. L'ensemble est alors soumis à une incubation de 2 à 3 heures, juste sous la surface de l'eau. Pendant toute la durée de l'incubation, l'intensité lumineuse est mesurée en continue grâce à une sonde LI-COR. Après 2 à 3 heures, l'incubation est stoppée par ajout de 2 ml de formol 4 % neutralisé. Trois témoins de 250 µl sont alors prélevés de façon aléatoire, et transférés dans des fioles à scintillation, auxquelles sont ajoutés 250 µl de phényléthylamine. Ces trois témoins serviront à mesurer la radioactivité introduite dans chaque bouteille. Le contenu de chaque bouteille est filtré sur filtre Macherey-Nagel GF/5. Les filtres sont alors rincés à l'HCl 0,1 N, afin d'éliminer toute trace de carbone inorganique non-assimilé. Ils sont ensuite stockés dans des fioles à scintillation et congelés en vue de leur analyse en Belgique, où leur activité est mesurée au compteur à scintillation Beckman LS 6000 SC après l'ajout de 5 ml de liquide scintillant 'Lumasafe plus'.

## 5.2. Calcul de l'incorporation de carbone

On estime que l'assimilation par les algues du carbone inorganique marqué est la même que celle du carbone inorganique non-marqué ce qui peut s'écrire de la façon suivante :

$$\frac{{}^{14}\text{C}_{\text{assimilé}}}{{}^{14}\text{C}_{\text{total}}} = \frac{{}^{12}\text{C}_{\text{assimilé}}}{{}^{12}\text{C}_{\text{total}}}$$

On peut donc en déduire :

$${}^{12}\text{C}_{\text{assimil}} = \frac{{}^{14}\text{C}_{\text{assimilé}}}{{}^{14}\text{C}_{\text{total}}} * {}^{12}\text{C}_{\text{total}}$$

On peut donc, à partir des différentes activités mesurées, calculer la concentration en carbone assimilé par litre et par heure grâce à la formule :

$$\text{C}_{\text{assimil}} = \frac{A_f - B}{A_i * V} * {}^{12}\text{C} * 1,06 * \frac{1}{t}$$

où :	<b><i>A<sub>f</sub></i></b>	activité du filtre correspondant à l'échantillon (dpm)
	<b><i>B</i></b>	activité du filtre correspondant à la bouteille sombre (dpm)
	<b><i>A<sub>i</sub></i></b>	activité initiale (dpm.ml <sup>-1</sup> )
	<b><i>V</i></b>	volume de l'échantillon filtré (ml)
	<b><i><sup>12</sup>C</i></b>	carbone inorganique total assimilable (mg.l <sup>-1</sup> )
	<b><i>1,06</i></b>	correction pour la discrimination isotopique
	<b><i>t</i></b>	temps (h)

*Rem* : Le C inorganique total est calculé à partir des mesures de pH, de température et d'alcalinité

## 5.3. Calcul de la production primaire

Pour le calcul de la production primaire, les paramètres P<sub>max</sub> et I<sub>k</sub> ont été ajustés aux points expérimentaux à partir de l'équation de Vollenweider simplifiée au moyen du programme informatique Statistica.

$$P(z,t) = 2 * P_{\max} * \frac{\frac{I(z,t)}{2I_k}}{1 + \left(\frac{I(z,t)}{2I_k}\right)^2}$$

où :	$P(z,t)$	taux de photosynthèse à la profondeur $z$ au temps $t$ ( $\mu\text{g C} \cdot \mu\text{g Chl a}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ )
	$I(z,t)$	PAR (irradiance photosynthétique active) à la profondeur $z$ , au temps $t$ ( $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )
	$P_{\max}$	activité photosynthétique à saturation par la lumière ( $\mu\text{g C} \cdot \mu\text{g Chl a}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ )
	$I_k$	intensité lumineuse au seuil de saturation ( $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )

Une fois ces paramètres obtenus, la production journalière est estimée à l'aide de la formule simplifiée de Talling (1965), en considérant une durée du jour de 12 h.

## 6. Abondances bactériennes

### 6.1. Analyse des échantillons

La microscopie à épifluorescence permet de compter les bactéries totales après coloration par un fluorochrome spécifique des acides nucléiques : l'acridine orange (Daley et Hobbie, 1977), ou le DAPI (4'-6 diaminophénylindole) (Porter et Feig, 1980). Les organismes ainsi colorés et recueillis par filtration sur une membrane noire, fluorescent sous l'effet de la lumière UV, émise par une lampe à vapeur de mercure. La lumière réémise est filtrée par un miroir vers les oculaires, ce qui permet de visualiser les microorganismes.

Dans ce travail, le DAPI (4'-6 diaminophénylindole), qui se lie spécifiquement à l'ADN a été utilisé pour énumérer les bactéries, selon la procédure décrite par Porter et Feig (1980).

Les bactéries présentes dans l'échantillon d'eau sont fixées par addition de formaldéhyde (2% en concentration finale) et conservées à + 4°C. Un volume connu de cet échantillon (50  $\mu\text{l}$  à 2 ml), est coloré par une solution de DAPI (10  $\mu\text{g/ml}$ ) préfiltrée sur une membrane stérile de porosité 0.2  $\mu\text{m}$  (Sartorius), pendant 10 à 15 minutes à l'obscurité. L'échantillon est ensuite filtré sur une membrane noire Nuclepore en polycarbonate (porosité 0.2  $\mu\text{m}$  et de diamètre 25 mm).

Après filtration, la membrane est montée sur une lame de microscope et recouverte d'une goutte d'huile à immersion (Zeiss immersion), puis d'une lamelle. Les bactéries sont alors comptées sur un minimum de 12 champs microscopiques différents au grossissement 1000 fois, avec un microscope à épifluorescence, Zeiss Axioskop - 20, équipé d'une lampe à vapeur de mercure et d'une combinaison de filtres DAPI (filtre d'excitation : 340-380 nm,

miroir séparateur 400 nm, filtre d'arrêt 340 nm). Si les comptages bactériens ne sont pas effectués immédiatement, les lames sont conservées à + 4°C, à l'obscurité.

## 6.2. Abondance bactérienne

La connaissance du rapport surface utile du filtre sur celle d'un champ de comptage permet d'estimer le nombre de bactéries par unité de volume en fonction du volume filtré:

$$Abondance (bact.ml^{-1}) = n * 49087,39 * \frac{1000}{V}$$

$N$	nombre moyen de bactéries par champ
$49087,39$	nombre de champs de comptages dans la surface utile d'un filtre
$V$	volume filtré (ml)

## 6.3. Calcul du biovolume et de la biomasse:

Lors de l'observation microscopique, les comptages sont automatisés grâce aux systèmes informatiques analyseurs d'image (prises à l'aide d'une caméra *Axio cam*). Cette technique est basée sur la détection et la quantification de la fluorescence induite chez les bactéries. En intégrant les différents paramètres cellulaires physiques et biologiques, dans la MACRO du programme *Zeiss K 3000* (3.0), cette technique constitue une bonne méthode d'étude de bactéries *in situ* en milieu aquatique (Monford *et al.*, 1995). En pratique, les connaissances du rapport de la surface utile du filtre sur celle d'un champ de comptage permettent d'estimer le nombre de bactéries par unité de volume en fonction du volume filtré.

En règle générale, deux types de bactéries peuvent être observées dans les milieux aquatiques naturels, d'une part les bactéries sphériques et d'autre part, des bâtonnets. Les volumes bactériens sont calculés en considérant les premières comme des sphères et les secondes comme des cylindres dont les deux extrémités sont des demi-sphères (Watson *et al.*, 1977; Fuhrman et Azam, 1980). Pour chaque catégorie, les volumes sont calculés sur base des formules suivantes:

$$\begin{aligned} & - \pi \cdot l^3/6 \text{ pour les sphères} \\ & - \pi \cdot l^2 \cdot (L - l/2) + (\pi \cdot l^3/6) \text{ pour les bâtonnets} \end{aligned}$$

$L$  et  $l$  étant respectivement la longueur et la largeur des bactéries, exprimé en  $\mu m$ .

A partir du dénombrement des bactéries et de la connaissance de leur volume, un biovolume bactérien moyen sur 100 bactéries mesurées peut être calculé. Le facteur de conversion entre biovolume ( $\mu m^3$ ) et biomasse bactérienne ( $\mu gC$ ) utilisé est celui défini par



Simon et Azam (1989) qui prend en compte les variations du rapport carbone/biovolume en fonction de la taille des cellules.

## 7. Production bactérienne

### 7.1. Méthode utilisée

L'estimation de la production bactérienne peut être réalisée par la quantification des taux d'incorporation de  $^3\text{H}$ -Thymidine dans l'ADN (Fuhrman & Azam, 1980). La synthèse de l'ADN est en effet directement proportionnelle au taux de division cellulaire des bactéries.

Tous les quinze jours, 4 flacons de 40 ml ont chacun été remplis avec 20 ml d'eau, provenant de l'échantillon moyen de la zone photique. 100  $\mu\text{l}$ , 200  $\mu\text{l}$ , 400  $\mu\text{l}$  et 800  $\mu\text{l}$  de  $^3\text{H}$ -Thymidine ont ensuite été ajoutés dans chaque flacon respectivement. Les flacons ont été mis en incubation à l'obscurité, dans l'eau du lac pendant 2 heures. A la fin de l'incubation, 10 ml de TCA 15 % ont été ajoutés à chaque flacon, et ceux-ci ont été placés au réfrigérateur pendant 15 minutes. Le contenu de chaque flacon a ensuite été filtré sur un filtre de 0,2  $\mu\text{m}$ . La filtration terminée, les filtres ont été rincés trois fois avec une solution de TCA 5 %, transférés dans des fioles à scintillation et stockés au congélateur en attendant leur analyse en Belgique.

### 7.2. Calcul de l'incorporation de $^3\text{H}$ -Thymidine

La radioactivité incorporée et donc récoltée sur le filtre 0.2  $\mu\text{m}$  en nitrate ou acétate de cellulose, est mesurée par scintillation liquide (scintillateur Packard Tri-Carb) en présence de 10 ml de "Filter Count" (Lumasafe Plus). La vitesse d'incorporation ( $v$ ) de la thymidine est calculée par la relation suivante:

$$v_{(nmol.L^{-1}.h^{-1})} = \frac{DPM_{inc}}{DPM_{aj}} \cdot nmol_{aj} \cdot t^{-1} \cdot \left( \frac{1000}{V} \right)$$

où :	$DPM_{inc}$	radioactivité incorporée dans la fraction insoluble au TCA froid (dpm)
	$DPM_{aj}$	radioactivité ajoutée à l'échantillon sous forme de $^3\text{H}$ -Thymidine (dpm)
	$nmol_{aj}$	quantité totale de $^3\text{H}$ -Thymidine ajoutée (nmol)
	$t$	temps d'incubation (h)
	$V$	volume d'échantillon incubé en présence de $^3\text{H}$ -Thymidine (ml)

## 7.4. Calcul de la production bactérienne

Afin de convertir les mesures de taux d'incorporation de  $^3\text{H}$ -Thymidine en production cellulaire (nombre de cellules produites. $\text{l}^{-1}.\text{h}^{-1}$ ), il est nécessaire d'utiliser un facteur de conversion. Ce facteur de conversion est celui calculé pour le lac Tanganyika, il est de  $1.10^{-18}$  cellules produites par mole de thymidine incorporée dans la fraction insoluble au TCA froid. La production bactérienne exprimée en  $\mu\text{g C}$  de biomasse produite par litre et par heure, peut être calculée à partir de la production cellulaire en multipliant cette dernière par le contenu moyen en carbone des cellules bactériennes.

## 8. Etude du protozooplancton

### 8.1. Comptages

Le dénombrement du nanozooplancton (2 à 20  $\mu\text{m}$ ) et du microzooplancton (20 à 200  $\mu\text{m}$ ) est effectué par microscopie à épifluorescence après coloration des organismes par un fluorochrome (DAPI, 4'-6 diaminophénylindole). La technique de coloration est identique à celle décrite pour les bactéries.

Les organismes hétérotrophes sont distingués des autotrophes par l'usage de deux combinaison de filtres d'excitation et d'émissions différents, permettant de visualiser soit l'ensemble des organismes colorés au DAPI (bleu) soit les organismes autotrophes (et mixotrophes) avec présence de chlorophylle a (rouge).

Les échantillons fixés au glutaraldéhyde (0.5% en concentration finale) sont conservés à  $+4^\circ\text{C}$ . Pour chaque échantillon, un transect horizontal et vertical permet un comptage sur une surface connue ; le calcul d'un facteur de conversion (82,425) pour la surface totale du filtre ainsi que les volumes filtrés (6 ml pour les filtres 0,8  $\mu\text{m}$  et 12 ml pour les 10  $\mu\text{m}$ ) permettront les calculs d'abondance. Les organismes sont comptés pour chaque lame au grossissement 1000 fois.

### 8.2. Biovolume et biomasse:

Les mesures de largeur (l en  $\mu\text{m}$ ) et longueur (L en  $\mu\text{m}$ ) des protozoaires sont effectuées au microscope à épifluorescence à l'aide du logiciel Axio KS 300.

Ainsi le biovolume moyen des protozoaires ( $V_p$ ,  $\mu\text{m}^3$ ) est estimé à partir des dimensions de 100 nanoprotozoaires et 50 microprotozoaires assimilés soit à une forme sphérique :  $V_p = \pi \cdot l^3/6$ , soit ellipsoïdale :  $V_p = \pi \cdot L \cdot l^2/6$ .

Le diamètre équivalent sphérique (DES) est le diamètre des organismes calculés à partir des biovolumes,  $\text{DES} = (6V_p/\pi)^{1/3}$ . Le diamètre équivalent sphérique permet d'établir les classes de taille des protozoaires.

## 10. Cytométrie

### 10.1 Fonctionnement général

La cytométrie de flux permet l'étude précise de cellules isolées entraînées dans un flux liquide. Les cellules, alignées les unes derrière les autres et séparées d'au moins 1 mm, peuvent défiler à faible ou à grande vitesse (plus de 30 km/h) devant une source lumineuse, le plus souvent un laser. La diffusion lumineuse, soit dans l'axe du laser, soit à 90° donne respectivement une information sur la taille et la granularité (ou structure) de chacune des cellules. La source lumineuse permet en outre l'excitation de molécules fluorescentes présentées par la cellule. Le passage des cellules dans un cytomètre est donc précédé d'une étape de marquage avec des molécules spécifiques d'une structure ou d'une fonction cellulaire, ces molécules étant susceptible d'émettre une fluorescence après leur illumination. Les signaux de diffusion et de fluorescence sont captés par des détecteurs qui les transforment en signaux électriques, traités par un système informatique. Chaque cellule est ainsi transformée en un "évènement électrique" avec plusieurs coordonnées (taille, granularité, fluorescence 1, fluorescence 2...). Ces évènements électriques forment des nuages de points (sur des cytogrammes) autour desquels on dessine des fenêtres électroniques (gating). Au sein de chaque fenêtre, il est possible de préciser la distribution de la fluorescence (histogramme de distribution de fréquences) (Fig. 15).

### 10.2 Protocole

Les prélèvements sont décongelés et colorés au Syto13 (il s'agit d'une sonde moléculaire) à une concentration de 2,5  $\mu\text{M}$ , diluée dans du DMS. Ils sont laissés 15 minutes dans l'obscurité et ensuite passés au cytomètre. Les échantillons se déplacent à vitesse lente dans le capillaire, approximativement 25  $\mu\text{l min}^{-1}$ , et les données sont encodées en mode logarithmique. Une moyenne de 8000 mesures a été acquise. Lorsque la valeur mesurée est supérieure à 800 cellules par seconde, l'échantillon est dilué.

Généralement, 10  $\mu\text{l}$  d'une solution de  $6.10^6 \text{ ml}^{-1}$  de perles en latex (92  $\mu\text{m}$ ) sont rajoutés à 400  $\mu\text{l}$  d'échantillon, comme standard interne. Les bactéries sont détectées grâce au marquage laissé sur le cytogramme (SSC) et à la fluorescence verte (FL1).

Avec les arrangements standards, les perles tombent à une SSC de  $2.10^2$  et présente une fluorescence de  $5.10^2$ , alors que les bactéries tombent au alentour de  $10^1$  SSC, avec  $10^2$  de fluorescence. Les bactéries sont séparées en deux classes : celles présentant une densité d'ADN élevée et les autres. Graphiquement, les perles marquent une ligne, les bactéries une autre et les bruits parasites une troisième. Cette méthode est basée sur celle publiée par del Giorgio *et al.* (1996).

## 11. Etude du mézozooplankton

Deux types de matériel d'échantillonnage ont été utilisés, un filet à plancton dit filet de renversement (Hydro-bios, Nansen Closing Net 438 500) de 70 cm de diamètre d'ouverture et de mailles de 55  $\mu\text{m}$ , ainsi qu'une trappe de Schindler de 20 litres (Fig. 16) ; il s'agit d'un

système de collecte d'eau permettant des prélèvements à des profondeurs connues concentrant le plancton sur un filet de 37  $\mu\text{m}$ , alors même que la trappe est remontée à la surface. Dans chaque site, la colonne d'eau a été échantillonnée verticalement sur 60 m de profondeur. Pour le filet, cette colonne est subdivisée en trois strates de 20 m de hauteur, soit de 0 à 20 m, de 20 à 40 m et de 40 à 60 m. La trappe a permis de prélever à 0, 5, 10, 20, 30, 40, 50, 60 m de profondeur. Chaque échantillon a alors été ramené à 50 ml auxquels a été rajouté 5 ml de formol à 37%.

Au laboratoire, les échantillons ont été concentrés pour la sédimentation pendant au moins 48 heures. Le surnageant est aspiré au moyen d'un tuyau en plastique pour ne garder que 10 ml du prélèvement. Après avoir homogénéisé l'échantillon par agitation, on retire trois sous-échantillons de 1 ml chacun. Ils ont alors été entièrement observés dans la cellule à numération sous microscope au grossissement 200 x. Chaque individu rencontré est identifié et comptabilisé. Le nombre moyen d'individus par échantillon, donc par 7,7 m<sup>3</sup> (volume d'eau filtré par le filet) ou par 20 litres (volume de la trappe) est calculé à partir de trois sous-échantillons.

Les Copépodes ont été séparés en trois groupes : adultes, Copépodites et Nauplii.

Les Cladocères ont été identifiés jusqu'au niveau de l'espèce.

Les rotifères ont été déterminés jusqu'au genre et l'espèce pour : *Brachionus falcatus*, *Brachionus caudatus*, *Brachionus calyciflorus*, *Anuraeopsis fissa*, *Lecane sp.*, *Keratella tropica*, *Polyarthra sp.* . Les Bdelloïdes ont été comptés comme faisait partie de ce même groupe. Une attention particulière a donc été apportée aux Rotifères, afin d'avoir une idée plus précise de leur abondance et diversité.

Une estimation de la biomasse a été obtenue en utilisant les formules proposées dans l'article de Dumont (1975), permettant de calculer le poids sec du zooplancton à partir d'une taille moyenne. Le biomasse carbonée a ensuite été estimée comme étant égale à 50 % de ce poids.

Les formules utilisées sont :

$$\text{Pour les Copépodes : } W = 4,9 \cdot 10^{-8} \cdot L^{2,75}$$

$$\text{Pour les Cladocères : } W = 6,61 \cdot L^{2,75}$$

$$\text{Pour les Rotifères : } W = 5,11 \cdot 10^{-6} \cdot L^{2,07}$$

# 1 Analyses physico-chimiques

## 1.1 Température

La température, variant en fonction de la profondeur, va conditionner la stratification de la colonne d'eau. Dans ce sens, les mesures de température réalisées dans les quatre bassins du lac Kivu nous permettent de dresser un profil de la colonne d'eau qui se présente de façon similaire dans les quatre sites : la thermocline s'étend entre 25 à 35 mètres de profondeur (fig 17).

La température des eaux de surface varie de 24,1 à 25,2 °C, ce qui correspond aux mesures rapportées dans la littérature (entre 22,4 et 25,8 °C) (Spigel et Coulter, 1996).

## 1.2 Oxygène dissous

Les concentrations en oxygène dissous en surface varient entre 5,35 mg.l<sup>-1</sup> et 5,51 mg.l<sup>-1</sup> ce qui correspond à un pourcentage de saturation compris entre 77,6 et 82,1. Elles diminuent ensuite fortement au niveau de la thermocline et deviennent nulles, à une profondeur de 50 mètres, pour le bassin Est et Nord. Pour le bassin Ouest et le bassin d'Ishungu, ces valeurs sont respectivement de 40 et 30 mètres (Fig. 18). Ces profondeurs caractérisent la limite entre le mixolimnion, oxygéné et le monimolimnion, anoxique.

## 1.3 pH et alcalinité

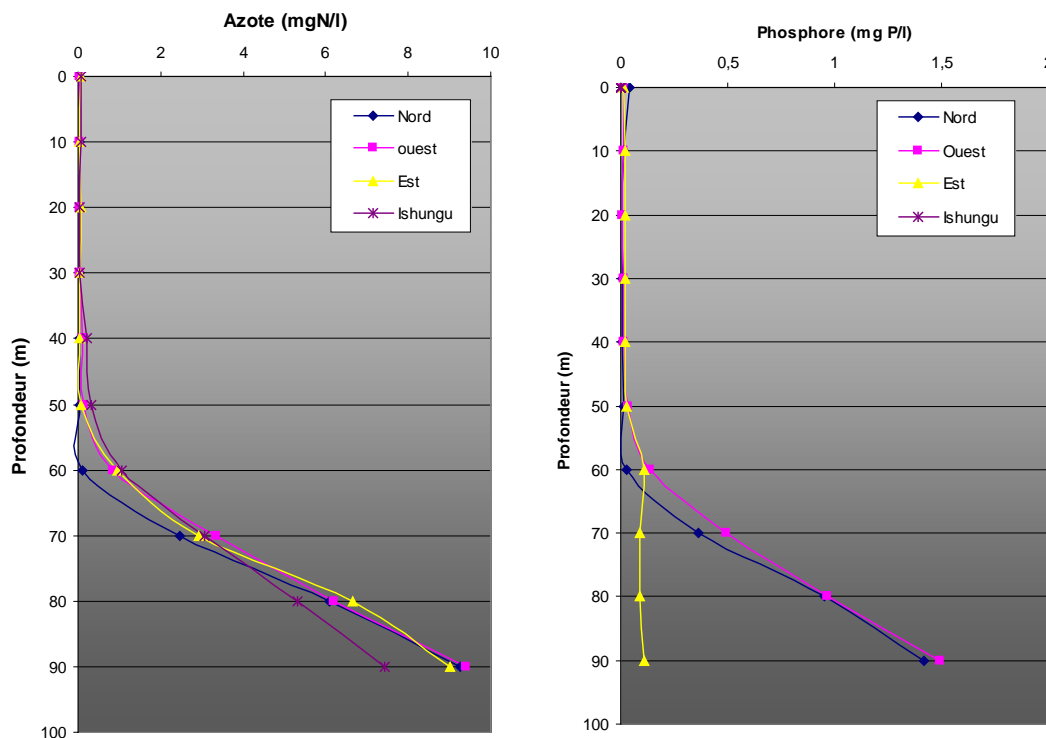
Les valeurs de la figure 20 indiquent une alcalinité élevée, dans le lac Kivu. Les concentrations en CaCO<sub>3</sub> dans les eaux de surface sont comprises entre 780 et 790 mg l<sup>-1</sup> de CaCO<sub>3</sub>, pour les bassins Est, Ouest et d'Ishungu et une valeur de 520 mg l<sup>-1</sup> de CaCO<sub>3</sub>, se détachant des autres, a été mesurée dans le bassin Nord. L'alcalinité montre une augmentation avec la profondeur, et atteint des concentrations s'étalant entre 1490 et 1530 mg l<sup>-1</sup> de CaCO<sub>3</sub>, à 90 mètres. Ces valeurs élevées trouvent probablement leurs origines dans des apports profonds d'eau chaude fortement minéralisée.

Le pH de l'eau est très alcalin en surface et varie entre 9,34 et 9,44, il va ensuite diminuer avec la profondeur pour atteindre des valeurs comprises entre 6,25 et 6,47 (Fig. 19). Cette acidification de l'eau est causée par la concentration élevée en dioxyde de carbone dans les eaux profondes.

## 1.4 Nutriments

Les concentrations en phosphore sous forme de phosphates dissous sont faibles en surface et difficilement mesurables par la méthode utilisée (limite de détection d'environ 5 µg P l<sup>-1</sup>). (Fig. 19). Ces valeurs augmentent très fortement à partir de 50 mètres de profondeur, ce qui se marque particulièrement dans les bassins Ouest et Nord où les concentrations dépassent 1 mg P l<sup>-1</sup>.

Concernant l'azote sous forme d'ammonium, les concentrations, s'étalant entre 20 et 60  $\mu\text{g N l}^{-1}$ , restent stables jusqu'à une profondeur de 50 mètres, ensuite elles augmentent pour atteindre des valeurs supérieures à 9 mg  $\text{N l}^{-1}$  (Fig. 21).



**Fig. 21 :** Profils des concentrations en azote et en phosphore dans les quatre bassins du lac Kivu (février 2004).

Les concentrations en azote sous la forme de nitrites et de nitrates sont inférieures au seuil de détection de 0,02 mg  $\text{N l}^{-1}$ , sur toute la hauteur d'eau étudiée.

Ces faibles concentrations mesurées en surface sont le résultat de l'activité du phytoplancton, dont la biomasse se distribue principalement sur les 40 premiers mètres. Plus en profondeur, la diminution de la biomasse algale et le recyclage par biodégradation de la matière organique explique l'augmentation de la concentration en nutriments..

Les résultats obtenus lors des mesures de la concentration en silice n'ont pas été conservés, car ceux-ci ne paraissaient pas corrects. En effet, le pH basique des eaux de l'épilimnion agit comme un tampon et empêche les ions siliciliques et molybdates de former le complexe devant être composé lors de leur dosage, cette étape nécessitant un pH acide.

Des mesures réalisées en dehors de notre période d'étude donnent des valeurs pour la concentration en silice généralement supérieures à 1 mg  $\text{Si /l}$  en surface (janvier 2003). Ces valeurs augmentent avec la profondeur, atteignant plus de 2,11 mg  $\text{Si /l}$ .

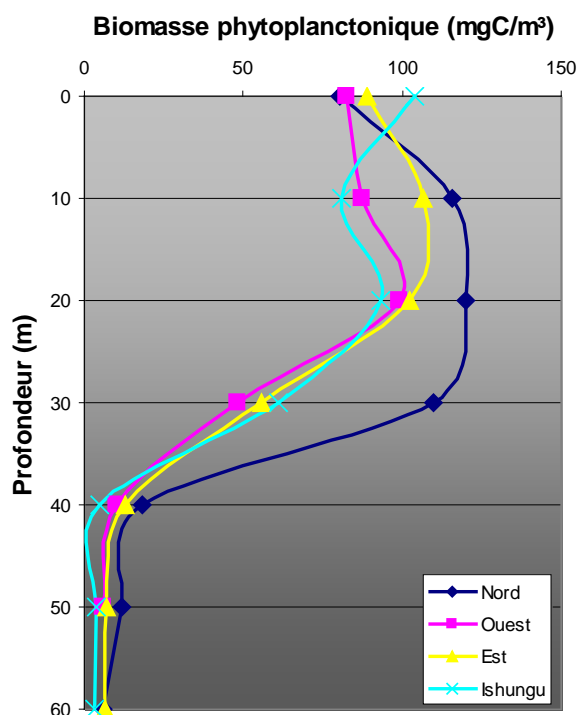
## 2 Biomasse phytoplanctonique

### 2.1 Biomasse totale

L'examen de la concentration en chlorophylle a, en fonction de la profondeur, indique que la biomasse algale n'est pas homogène dans la colonne d'eau (*Fig. 22*). Les valeurs maximales ont été rencontrées généralement aux alentours de 20 mètres et non pas directement sous la surface. Les concentrations en chlorophylle a à cette profondeur étaient comprises entre 2,43 et 2,99  $\mu\text{g l}^{-1}$ , pour notre période d'étude, et diminuent ensuite avec la profondeur.

La biomasse en carbone a été obtenue à partir du rapport entre le carbone organique particulaire et la chlorophylle a. Celui-ci a été déterminé graphiquement et vaut 40. La biomasse carbonée du phytoplancton est, en moyenne pour les quatre bassins, de 89,74  $\text{mg C/m}^3$  dans les 40 premiers mètres de la colonne d'eau.

Sur les quatre sites d'échantillonnages, cette colonne d'eau de 40 m contenait plus de 95 % de la biomasse algale. Les valeurs obtenues pour les profondeurs plus importantes correspondent sans doute à des algues en cours de sédimentation dont la chlorophylle a n'est pas encore été totalement dégradée.



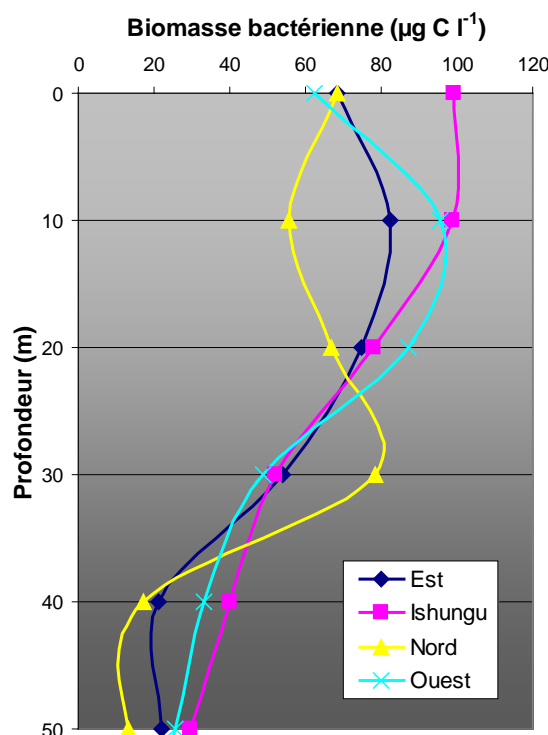
*Fig. 22 : Evolution de la biomasse algale dans les 60 premiers mètres des quatre bassins du lac Kivu (février 2004).*

## 3 Le bactérioplancton

### 3.1 Biomasse bactérienne

Le comptage en microscopie à épifluorescence par le programme *Zeiss KS 3000 (3.0)* n'a pu être réalisé. En effet, les stocks de filtres adéquats étaient épuisés chez les fournisseurs du laboratoire. L'abondance et la biomasse bactérienne ont dû, dès lors, être mesurées en utilisant les résultats de cytométrie de flux au CSIC de Barcelone (voir matériel et méthodes, page 29).

Les résultats obtenus par cytométrie ont permis de mettre en évidence une évolution parallèle entre les abondances et les biomasses bactériennes en fonction de la profondeur. Ils sont, en effet, à défaut de l'échelle, presque superposables. L'abondance moyenne des bactéries sur les 50 premiers mètres du lac Kivu est de  $1.10^6$  cellules par ml, contre  $30.10^6$  pour le Tanganyika (Pirlot, *comm. Pers.*). Les biomasses bactériennes moyennes sur les 50 premiers mètres de la colonne d'eau sont relativement élevées (Fig. 23). Elles sont de  $50,1 \mu\text{g C l}^{-1}$  dans le bassin Est, de  $58,9 \mu\text{g C l}^{-1}$  dans le bassin d'Ishungu, de  $47,7 \mu\text{g C l}^{-1}$  dans le bassin Nord et de  $54,4 \mu\text{g C l}^{-1}$  dans le bassin Ouest.



**Fig. 23 :** Evolution de la biomasse bactérienne dans les 50 premiers mètres des quatre bassins du lac Kivu (février 2004).

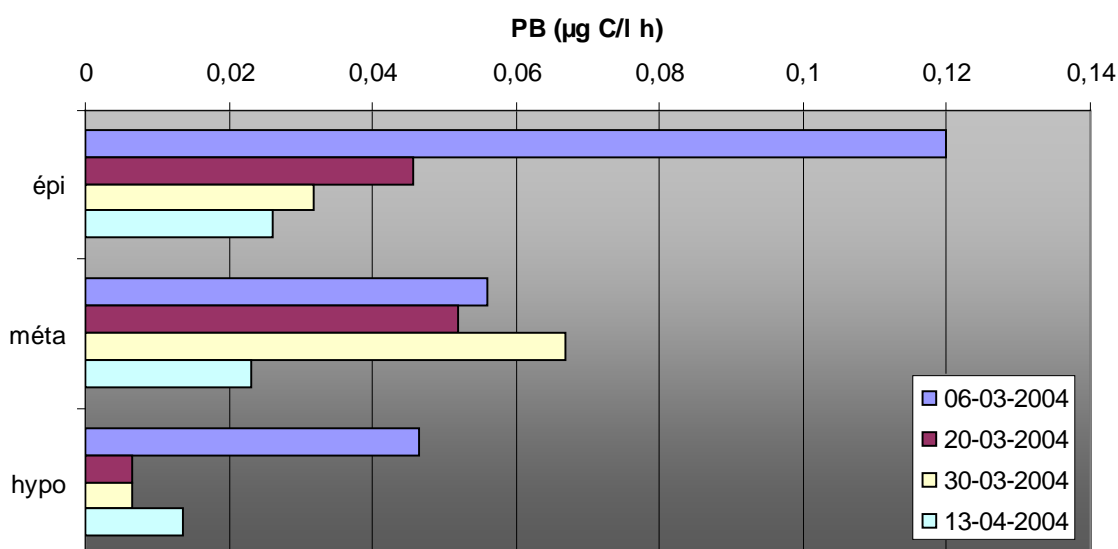


En comparaison des r sultats obtenus dans la zone de m lange du lac Tanganyika, en janvier et f vrier 2003, pr sentant une moyenne de  $23,9 \mu\text{g C l}^{-1}$  (Pirlot, *comm. pers.*), les r sultats concernant le lac Kivu sont apparemment plus  lev s.

### 3.2 Production bact rienne

Les productions bact riennes ont pu  tre quantifi es gr ce   la m thode se basant sur un suivi de l'incorporation dans le mat riel g n tique bact rien marqu  par de la thymidine triti e.

Les incubations ont  t  r alis es   trois profondeurs diff rentes, pour chacun des bassins : dans l' pilimnion, dans le m talimnion et dans l'hypolimnion (Fig. 24).



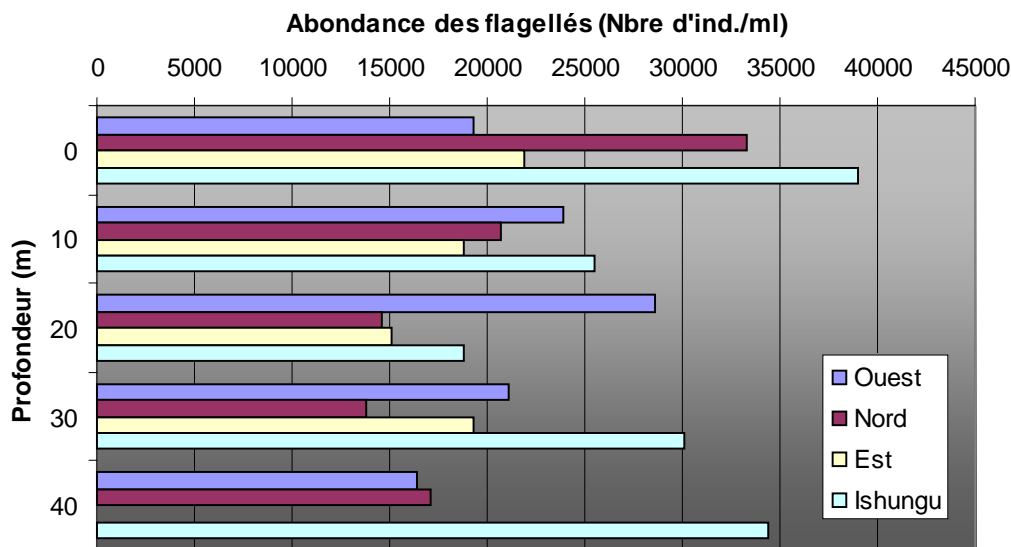
**Fig. 24 :** Production bact rienne dans les trois zones du mixolimnion du Lac Kivu( bassin d'Ishungu ;(mars et avril 2004).

De fa on g n rale, les productions bact riennes les plus  lev es se retrouvent dans l' pilimnion et dans le m talimnion, pr sentant des valeurs moyennes respectives de  $0,055$  et de  $0,049 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ .

## 4 Le protozooplancton

### 4.1 Abondance et biomasse des flagellés

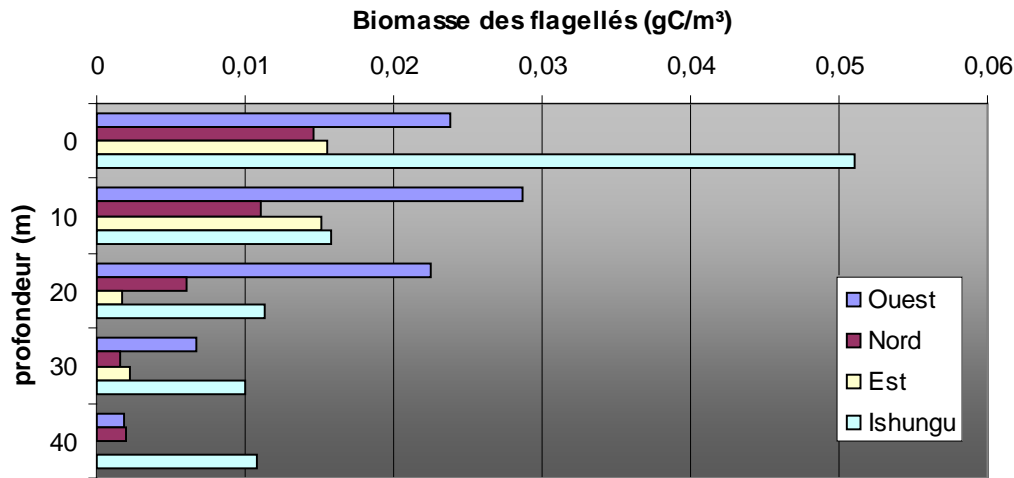
Les comptages de flagellés ont été effectués, au microscope à épifluorescence, sur des échantillons d'eau de 0 à 40 mètres.



**Fig. 25 :** Evolution de l'abondance des flagellés dans les quatre bassins du lac Kivu, sur les 40 premiers mètres de la colonne d'eau (février 2004).

Les valeurs concernant l'échantillon de 40 mètres dans le bassin Est ne sont pas présentées, car suite à un problème au moment de la filtration, l'incorporation du DAPI ne s'est pas faite correctement. Nous ne disposons donc pas de mesures pour ce prélèvement.

L'abondance moyenne des flagellés ne diminue que très peu sur les 40 premiers mètres. La valeur la plus élevée s'observe dans le bassin d'Ishungu, celle-ci représente  $23,36 \cdot 10^6$  ind  $l^{-1}$  (Fig. 25). Ces résultats sont du même ordre de grandeur que dans le lac Tanganyika, qui en compte entre  $30 \cdot 10^6$  et  $83 \cdot 10^6$  par litre (Pirlot, *comm. pers.*).

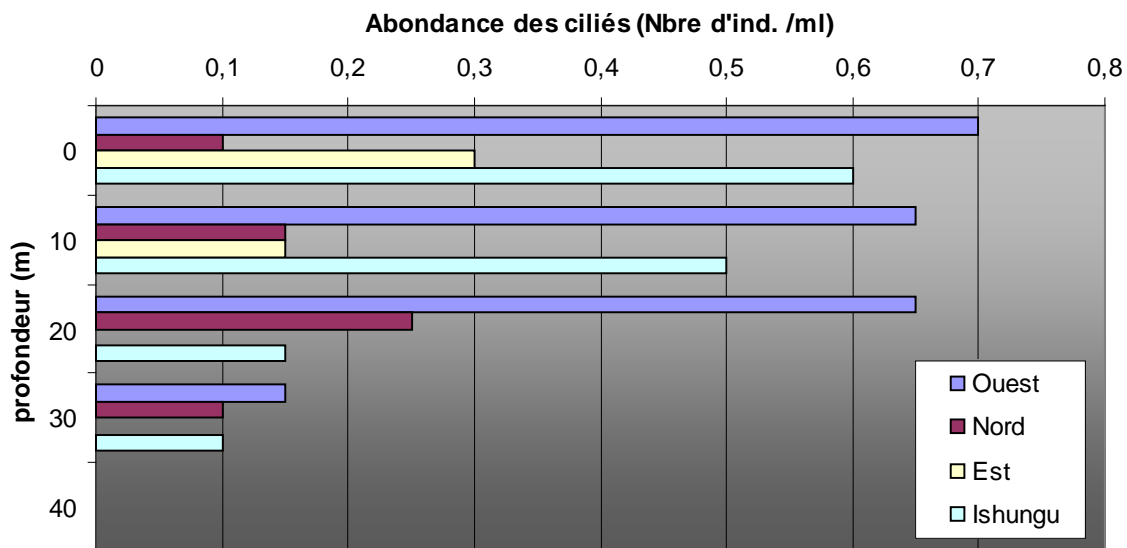


**Fig. 26 :** Evolution de la biomasse des flagellés dans les quatre bassins du lac Kivu sur les 40 premiers mètres de la colonne d'eau (février 2004).

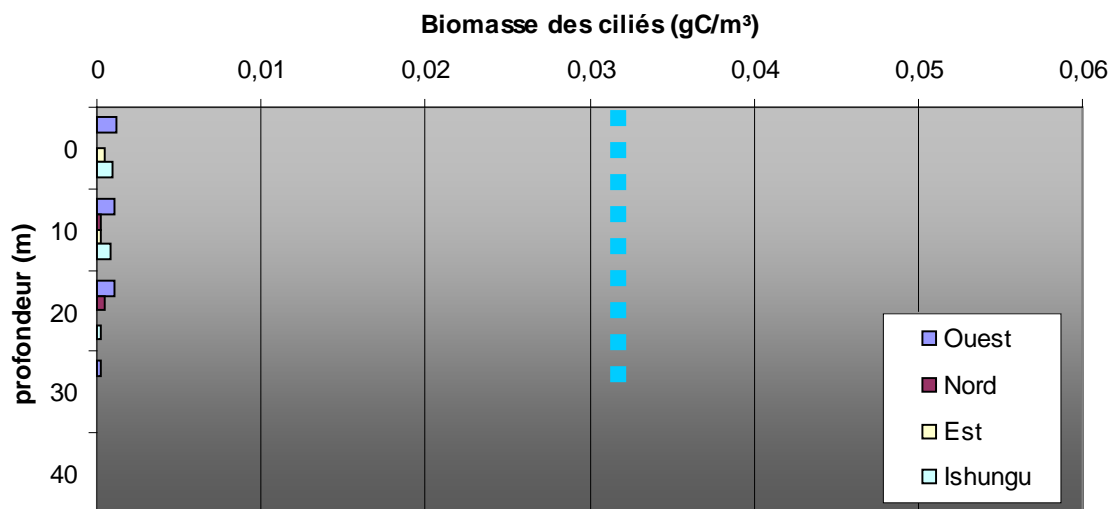
Une diminution marquée de la biomasse des flagellés en fonction de la profondeur est observable alors que l'abondance ne varie pas fortement. Ceci met en évidence une diminution de la taille des flagellés avec la profondeur (Fig. 26).

## 4.2 Abondance et biomasse des ciliés

Les comptages de ciliés ont été effectués, au microscope à épifluorescence, sur les mêmes lames que les flagellés (Fig. 27).



**Fig. 27 :** Evolution de l'abondance des ciliés dans les quatre bassins du lac Kivu sur les 40 premiers mètres de la colonne d'eau (février 2004).



**Fig. 28 :** Evolution de la biomasse des ciliés dans les quatre bassins du lac Kivu, sur les 40 premiers mètres de la colonne d'eau (février 2004). La ligne pointillée bleue représente la biomasse moyenne des ciliés pour les 30 premiers mètres de Kigoma (Nord du Tanganyika), en janvier 2003.

Les ciliés sont très peu nombreux dans le lac Kivu, et sont présents, principalement, dans les 20 premiers mètres de la colonne d'eau. La comparaison des figures présentant les biomasses des ciliés et des nanoflagellés (Fig. 26 et Fig. 28) met bien en évidence la très faible proportion de la biomasse totale des protozoaires représentée par les ciliés proportionnellement au flagellés.

Cependant, la limitation du poids autorisé lors du transport en avion ne nous a pas permis de ramener un volume suffisant d'échantillon dédié au comptage des ciliés. Peu d'individus ont dès lors été dénombrés, ce qui implique une marge d'erreur importante.

Ces résultats ne sont donc qu'une première estimation de l'abondance et de la biomasse des ciliés dans le lac Kivu. Toutefois, celle-ci est très faible par rapport aux biomasses observées dans les 40 premiers mètres du lac Tanganyika, où elles varient entre 0,019 et 0,042 g C m<sup>-3</sup>, au moment de la saison de pluie.

## 5 Le métazooplancton

### 5.1 Abondance et biomasse du métazooplancton

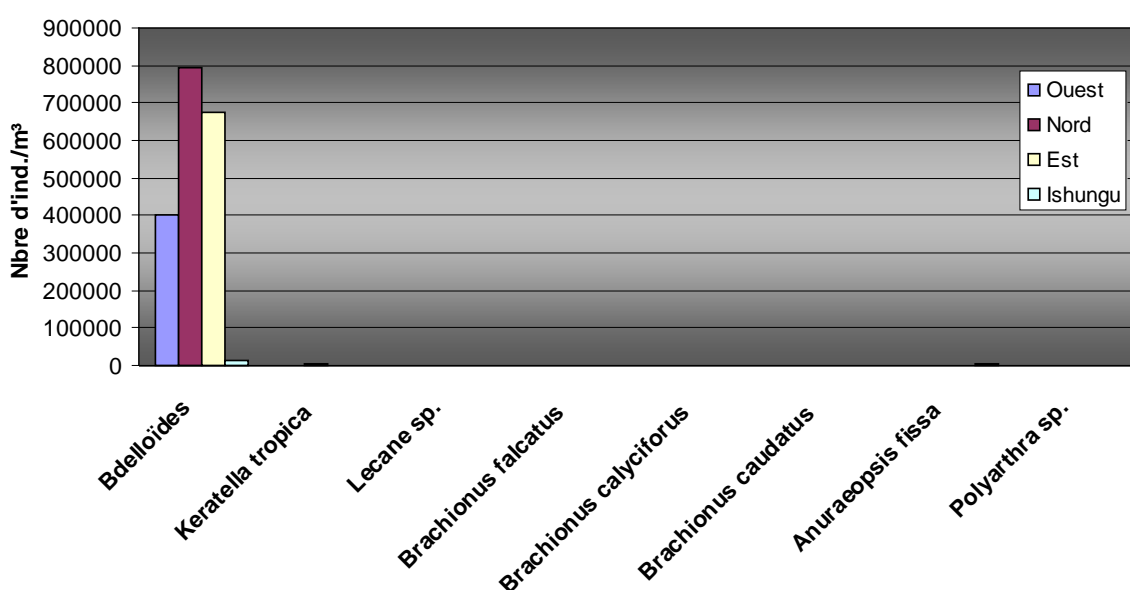
Le métazooplancton du lac Kivu (Fig. 29) est principalement représenté par des Copépodes (48% de l'abondance total du métazooplancton) du genre *Thermocyclops* et *Mesocyclops*. Ceux-ci sont surtout présents entre 5 et 10 mètres de profondeurs.

La baie Ouest présente les valeurs d'abondance les plus élevées pour ce groupe. Cependant, La répartition spatiale du zooplancton est très hétérogène car les organismes se déplacent activement et peuvent se concentrer localement, aussi bien dans l'axe vertical

qu'horizontal. Le zooplancton, en modifiant sa distribution spatiale, rend difficile un échantillonnage permettant une représentation de la distribution réelle des animaux dans le milieu, et ce particulièrement lors de prélèvements ponctuels. Ceci pourrait expliquer la valeur élevée observée dans le bassin Ouest.

Les Cladocères sont également présents dans le lac, avec essentiellement trois espèces : *Alona sp.*, *Diaphanosoma excisum* et *Moina micrura*. On les retrouve à des abondances très faibles, entre 5 et 20 mètres

Les Rotifères sont représentés par les espèces suivantes : *Brachionus falcatus*, *Brachionus caudatus*, *Brachionus calyciflorus*, *Anuraeopsis fissa*, *Lecane sp.*, *Keratella tropica*, *Polyarthra sp.* et par des espèces du groupes des Bdelloïdes.



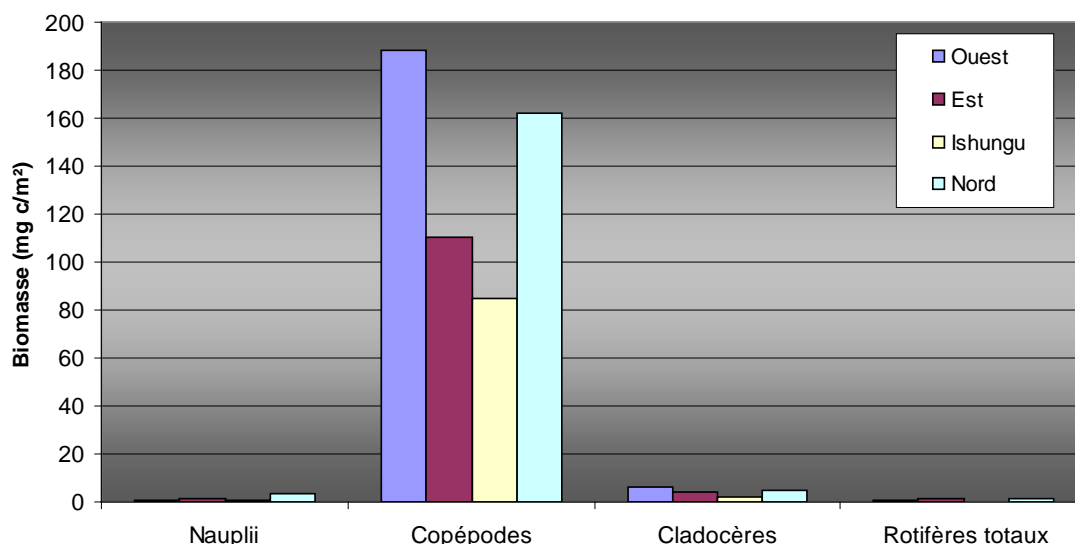
**Fig. 30 :** Abondance moyenne des différents taxa de rotifères dans une hauteur d'eau de 60 mètres dans les quatre bassins du lac Kivu (février 2004).

Les Bdelloïdes représentent le groupe de Rotifères le mieux représenté dans le lac (45% de l'abondance totale du métazooplancton) (fig. 30). Ceux-ci possèdent un mastax ramé et sont microphages. Ils se nourrissent alors de bactéries, d'algues et de détritus. Il est intéressant de signaler qu'ils sont habituellement considérés comme des Rotifères benthiques, vivants attachés sur des substrats. Leur abondance en eau libre semble être une particularité du lac Kivu.

Kaningini *et al.* (2003) ont observé une abondance moyenne, pour le bassin de Bukavu (Sud du lac Kivu), située entre 208 702 et 1 445 477 ind./m<sup>2</sup>, en 1998 et 1999. Lors de notre étude, la densité moyenne, calculée pour les quatre principaux bassins du lac, s'élevait à 8 717 343 ind./m<sup>2</sup>. Cette différence importante entre les deux études, est due à l'utilisation de deux méthodes de capture d'échantillonnages différentes. En effet, pour son étude, Kaningini utilisait un filet à plancton de maille égale à 55 µm, alors que pour notre étude, une trappe de

Schindler a été employée. La différence entre ces deux méthodes est traitée au point 5.3 de ce mémoire.

La biomasse zooplanctonique du lac Kivu a été estimée à l'aide des équations présentées dans l'article de Dumont *et al.* (1975). Celle-ci repose sur une estimation du poids sec en fonction de la taille des individus.



**Fig.31 :** Biomasse du métazooplancton dans les quatre bassins du lac Kivu sur une hauteur de colonne d'eau de 60 m (février 2004).

La biomasse zooplanctonique du lac est principalement représentée par les copépodes (fig. 31), dont la biomasse moyenne est de 221 mg C/m<sup>2</sup> sur les 60 premiers mètres. Malgré leur abondance importante, les Bdelloïdes ne contribuent pas de façon significative à la biomasse total.

## 5.2 Migration du métazooplancton au cours de cycles de 24 heures

Deux cycles de 24 heures ont été réalisés, un en phase de pleine lune (06-03-2004), et l'autre en phase de nouvelle lune (20-03-2004). Pour ce faire, des échantillons ont été collectés sur les 60 premiers mètres de la colonne d'eau toute les 6 heures durant 24 heures, dans le bassin d'Ishungu (Fig. 32 et Fig. 33).

Le suivi du métazooplancton durant 24 heures permet de visualiser une migration nyctémérale verticale du zooplancton. Cette dynamique peut être généralisée de la façon suivante : à midi l'abondance maximale est observée à 30 mètres de profondeur ; le zooplancton remonte ensuite et présente une concentration plus élevée, à 18 heures, dans les premiers mètres. A minuit, il redescend à nouveau à 30 mètres, pour remonter plus en surface, le matin, à 6 heures.

Le zooplancton est fortement affecté par la prédation exercée par *L. miodon*. Ses mouvements observés durant une période de 24 heures résultent vraisemblablement d'une adaptation permettant d'échapper à ce poisson. L'avantage adaptatif de ces comportements migratoires est de minimiser les risques de capture visuelle, par évitement de la zone illuminée de la colonne d'eau. Lorsque la visibilité est amoindrie, le zooplancton remonte se nourrir dans les eaux de surface riches en nourriture.

Les études de Gliwicz (1986) ont montré une fluctuation de la densité du zooplancton en phase avec le cycle lunaire, dans le lac Cahora Bassa, et cela en réponse à une prédation accrue de *L. miodon* au moment de la pleine lune. Cependant, les conditions météorologiques défavorables lors de la réalisation de ces prélèvements n'ont certainement pas permis une variation de luminosité suffisante entre les deux cycles. En effet, la nuit de pleine lune, le ciel était fortement couvert et une abondante pluie est tombée sur le lac.

Dans nos observations sur le lac Kivu, aucune différence marquée n'est observable dans les résultats obtenus lors de ces deux cycles. Elles ne permettent donc pas de mettre en évidence l'existence d'une différence dans la migration verticale du zooplancton du lac Kivu, en fonction du cycle lunaire.

### 5.3 Comparaison de l'efficacité du matériel d'échantillonnage

Afin de comparer l'efficacité de pêche du filet de renversement (dont la maille est de 55  $\mu\text{m}$ ) et de la trappe de Schindler, des triplicats ont été réalisés de 0 à 20 mètres et de 20 à 40 mètres de profondeur, le 30-03-2004 et le 13-04-2004.

L'efficacité des systèmes varie largement, les figures 34, 35, 36, 37 mettent clairement en évidence une différence significative entre les échantillonnages réalisés à l'aide du filet de renversement et ceux réalisés avec la trappe de Schindler. En effet, les densités maximales sont obtenues avec la trappe, présentant une abondance et une diversité beaucoup plus élevée par rapport au filet. Cette différence est d'autant plus marquée que la profondeur de la colonne d'eau échantillonnée est importante.

De manière *a priori* surprenante, le filet à plancton de 55  $\mu\text{m}$  semble sous-estimer les groupes zooplanctoniques, et principalement ceux de petite taille. Cela peut probablement être expliqué par la fuite des animaux, par l'ouverture du filet durant la durée du trait. Aussi, le colmatage, plus rapide avec un filet de petite taille de maille, augmente avec la concentration en matière en suspension : il peut alors se produire un reflux qui entraîne la perte d'organismes.

La trappe à plancton montre une efficacité de capture plus élevée que le filet, tant en abondance qu'en diversité. Cette observation peut toutefois être soumise à la critique suivante : la remontée, se faisant à la main, peut être parfois irrégulière, ce qui peut entraîner la réouverture du système de collecte, lors de l'arrêt de celle-ci. La trappe se remplit donc à nouveau, partiellement, et amène une erreur plus ou moins importante en fonction du volume d'eau et donc du nombre d'individus ajoutés. Dans le même sens, lorsque le retrait de la trappe hors de l'eau n'est pas assez franc, celle-ci peut s'ouvrir à nouveau alors qu'elle n'est pas encore totalement sortie du lac.

Le filet se présenterait donc comme un meilleur outil pour échantillonner le zooplancton de grande taille, tel que les copépodes. Or, ceux-ci représentent la majeure partie de la biomasse. Cependant, les Rotifères ne sont pas récoltés de façon efficiente par ce système. Un filet avec une maille de taille supérieure, de 100 à 150  $\mu\text{m}$  par exemple, permettrait d'éviter le phénomène de colmatage et serait plus adéquat pour la capture des copépodes.

La trappe montre une tendance à surestimer l'abondance du zooplancton dans la colonne d'eau, mais a permis de capturer une diversité plus importante de rotifères. L'utilisation d'un treuil et le lestage de la trappe permettraient une remontée plus régulière de la trappe, empêchant sa réouverture ou sa dérive dans la colonne d'eau.



## Conclusions

Cette étude, visant la caractérisation de la boucle microbienne dans un grand lac tropical, le lac Kivu, a été réalisée entre le 20-02-04 et le 13-04-04. Ces dates correspondent donc à la saison des pluies. A cette saison où la température de l'air est relativement élevée et où les vents sont faibles et variables, le mixolimnion du lac Kivu présentait une stratification marquée, avec une zone de mélange (ou Le profil du lac présente donc des hauteurs d'épilimnion) relativement réduite. En effet, la thermocline (ou métalimnion) se situait à une profondeur de 25 m et s'étendait jusqu'à environ 35 m. La zone située sous le métalimnion était appauvrie en oxygène et était délimitée vers le bas, à environ 60 m de la surface, par le chimiocline (gradient de salinité) qui marque la transition entre les eaux profondes anoxiques en permanence et la zone de surface de ce lac méromictique. et de métalimnion moins importante que celle qui pourrait être observés en saison sèche où les vents sont beaucoup plus forts. Celles-ci s'étendent respectivement de 0 à 25 mètres et de 25 à 35 mètres.

Par rapport au lac Tanganyika, qui fait l'objet d'études actuelles dans notre laboratoire, la production primaire concentration en éléments nutritifs (azote et phosphore) dans les eaux de surface du lac Kivu est plus faible, et pourtant la biomasse phytoplanctonique concentration en chlorophylle a est souvent plus importante (la production primaire n'a malheureusement pas pu être calculée pour des raisons techniques et repose donc sur des études antérieures.) au lac Kivu qu'au lac Tanganyika. Ainsi, au cours de nos campagnes, nous avons mesuré des concentrations en chlorophylle a entre 2.4 et 3  $\mu\text{g l}^{-1}$ , alors qu'au nord du lac Tanganyika en 2002, elle est souvent de moins de 1  $\mu\text{g l}^{-1}$  en saison des pluies (Descy & Gosselain, 2004). Cette différence de biomasse phytoplanctonique entre le lac Tanganyika et le lac Kivu a été signalée dans des travaux antérieurs (Hecky & Kling, 1987). Cependant, si on calcule le contenu en carbone du phytoplancton de ces deux lacs, grâce à la détermination expérimentale du rapport C : Chla, la différence n'est plus si marquée, puisqu'on obtient 90  $\text{mg C m}^{-3}$  pour la biomasse phytoplanctonique au lac Kivu, comparé à 70  $\text{mg C m}^{-3}$  au large de Kigoma, au nord du lac Tanganyika (Pirlot, comm. pers.). La différence entre les deux lacs s'atténue encore si on intègre la biomasse sur la zone de mélange : on obtient alors environ 2.3  $\text{g C m}^{-2}$  au lac Kivu et 2.8  $\text{g C m}^{-2}$  au nord du lac Tanganyika. En conclusion, en tenant compte des erreurs de conversion liées à l'estimation des coefficients intervenant dans les calculs, les biomasses de plancton autotrophe dans les deux lacs en saison des pluies sont tout à fait similaires.

D'après nos observations, la biomasse bactérienne moyenne dans la zone de mélange du lac Kivu varierait entre - 67,347,7  $\mu\text{g C l}^{-1}$  et 82,058,9  $\mu\text{g C l}^{-1}$  alors que le lac Tanganyika présente une valeur plus faible de 23,923,9  $\mu\text{g C l}^{-1}$ . Rappelons toutefois que nos résultats ont été obtenus à partir de comptages en cytométrie de flux qui n'ont pas été intercalibrés avec des comptages en épifluorescence, comme ceux réalisés sur les échantillons du Tanganyika. On peut donc, faute de disposer de données plus précises, considérer que les biomasses bactériennes dans les deux lacs sont du même ordre de grandeur. La fig. 38 nous permet de comparer les biomasses de phyto- et de bactérioplancton, intégrées sur la zone de mélange, dans les quatre stations de la croisière réalisée au lac Kivu en février-mars 2004 : il est visible que la biomasse des bactéries hétérotrophes est bien du même ordre de grandeur que celle des

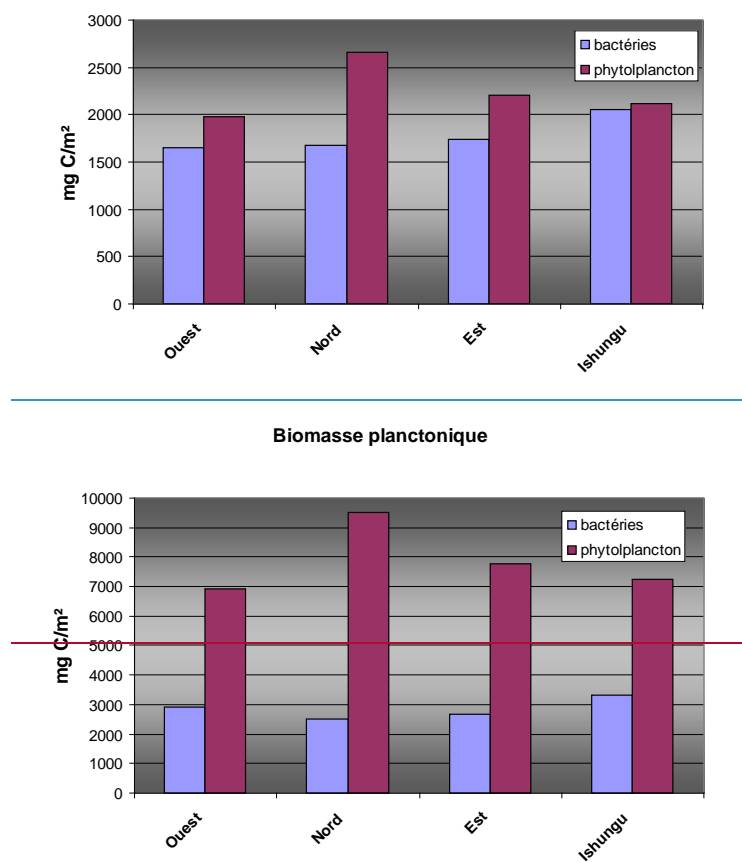
Mis en forme : Exposant

Mis en forme : Exposant

Mis en forme : Exposant

Mis en forme : Exposant

algues constituant le plancton autotrophe. Ceci montre que les bactéries hétérotrophes pélagiques du lac Kivu utilisent efficacement le carbone d'origine autotrophe. La biomasse bactérienne représente en moyenne 37,29 % de la biomasse phytoplanctonique carbonée. (Fig. 38)



**Fig. 38 :** Comparaison ~~des~~ <sup>de la</sup> biomasses bactérienne et phytoplanctonique, ~~intégrées sur la zone de mélange (25 m)~~ dans les quatre bassins du lac Kivu (février et mars 2004)

En ce qui concerne les protozoaires, ~~les~~ <sup>les</sup> nanoflagellés hétérotrophes (HNF) ont atteint en moyenne une abondance ~~, aux nombres de 23,36~~ <sup>de 23,36</sup>  $10^6$  ind l<sup>-1</sup>, ~~sont moins nombreux~~

Mis en forme : retrait : gauche : 4,99 cm, première ligne : 6,01 cm

dans le lac Kivu que dans les lac Tanganyika, où ceux-ci présentent une densité qui semble un peu inférieure aux abondances rencontrées au lac Tanganyika (comprise entre  $30 \cdot 10^6$  et  $83 \cdot 10^6$  ind  $l^{-1}$ ). Comme les HNF du Lac Kivu étaient de plus petite taille que ceux du Tanganyika en 2002 (Pirlot, comm. pers.), la biomasse carbonée est donc également moins élevée au Kivu et représente des valeurs avec une valeur moyenne de  $10,328 \text{ mg C m}^{-3}$  pour le premier, et, à comparer à celle de  $76,4 \text{ mg C m}^{-3}$  pour le Tanganyika second.

Mis en forme : Non exposant/ indice

Très peu de ciliés ont été observés dans nos échantillons ; leur biomasse est donc très basse (et varie entre  $0,006$  et  $0,028 \text{ g C m}^{-3}$ ) alors qu'au Tanganyika celle-ci est comprise entre  $19$  et  $42 \text{ g C m}^{-3}$ , toujours pour la même saison.

Mis en forme : Non exposant/ indice

En ce qui concerne la biomasse du mézozooplankton, le lac Kivu présente des valeurs plus élevées que le Tanganyika. Les études réalisées sur le zooplankton du bassin de Bukavu, en 1998 et 1999, par Kaningini *et al.* (2003), montrent que le zooplankton est essentiellement constitué de quatre espèces de Copépodes, de deux espèces de Cladocères et de Rotifères. Les Copépodes sont les plus abondants, et les abondances relatives des deux autres groupes sont faibles, entre 1,0 et 10,8 % pour les cladocères et moins de 2 % pour les rotifères. Cependant, les trois groupes se retrouvent dans tous les échantillons. L'abondance du zooplankton fluctue entre  $208 \cdot 10^3$  et  $1445 \cdot 10^3$  individus par  $m^2$ .

Mis en forme : Police : italique

Cette étude rapporte des valeurs moins élevées que celles que nous avons obtenues (abondance moyenne de  $8 \cdot 717 \cdot 343$  ind./ $m^2$ ). Cette différence peut-être expliquée par l'utilisation de deux méthodes de capture différentes. Ce point est traité au point 5.3 des résultats. Toutefois, ces valeurs ont une tendance à être surestimées due à la méthode de capture. **Détail !**

Mis en forme : Exposant

Mis en forme : Exposant

Mis en forme : retrait : première ligne : 1,25 cm

Mis en forme : Surlignage

Bien que celle-ci soit moins marquée pour le mézozooplankton, il existe dans le lac Kivu une **commenter** relative homogénéité des biomasses entre les différents sites échantillonnés au Lac Kivu. Cette homogénéité nous permet de faire une moyenne sur l'ensemble du lac et de la comparer à celle du lac Tanganyika. L'ensemble de ces résultats **exposent** montre donc des différences avec ceux obtenus pour le Tanganyika importantes entre les deux lacs, essentiellement au niveau des biomasses de plancton hétérotrophe (Fig. 39 et Fig. 40). Cependant, dans l'ensemble, les ordres de grandeur restent les mêmes.

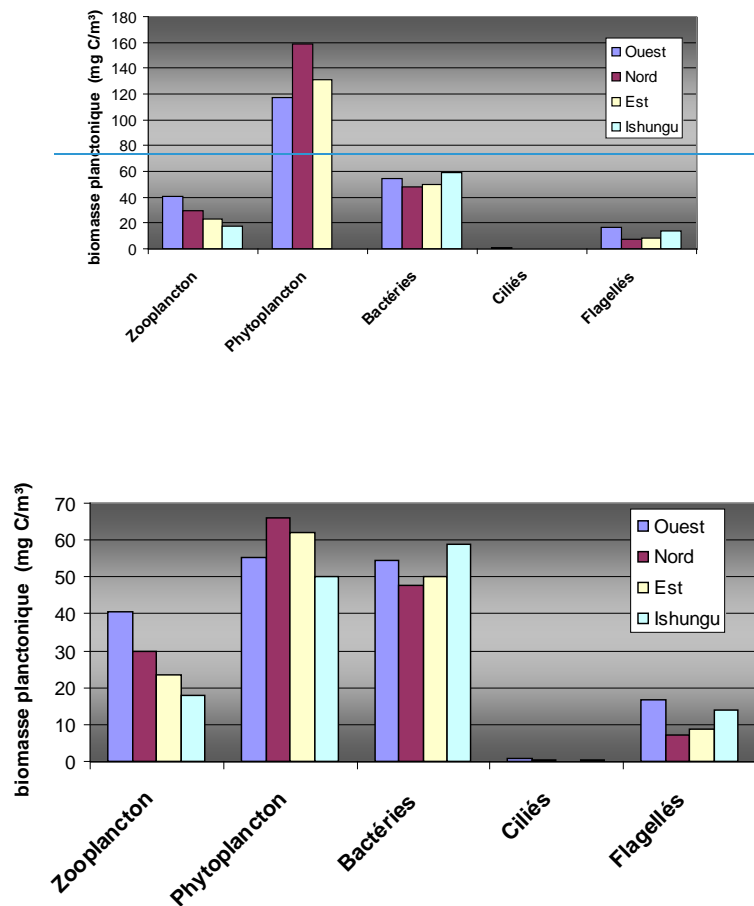
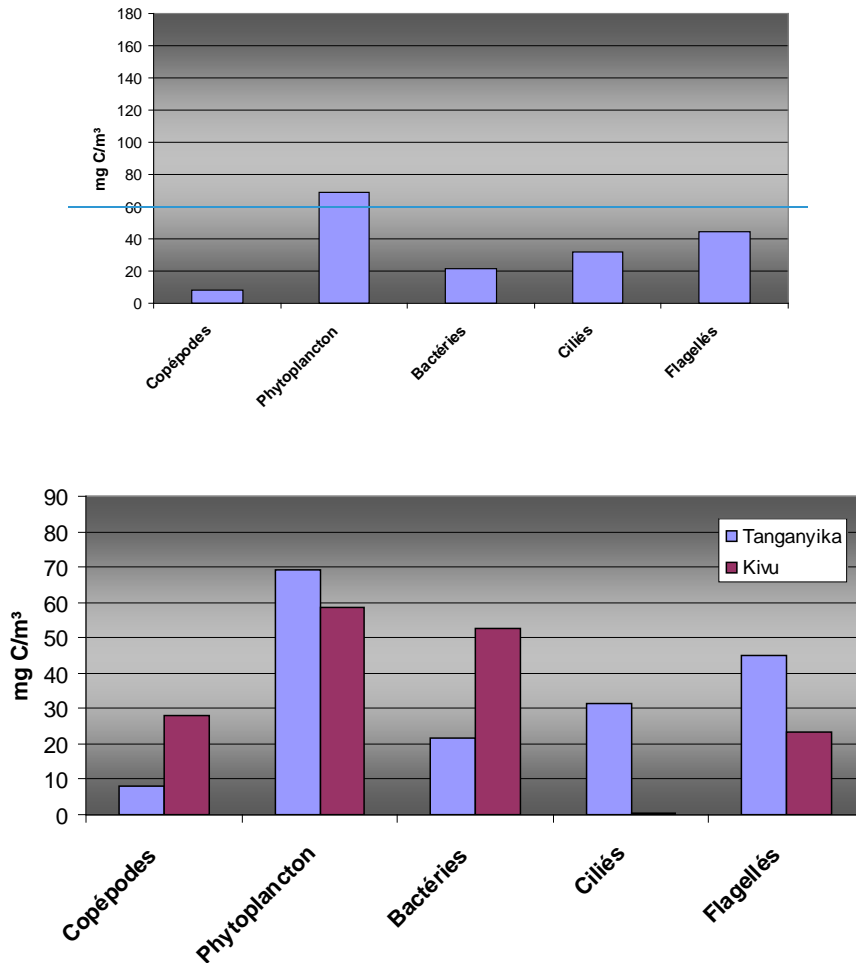


Fig. 39 : Répartition des biomasses planctoniques moyennes sur les 60 premiers mètres dans les quatre bassins du lac Kivu au mois de février 2004.



**Fig. 40 :** Biomasse planctonique dans l'épilimnion du lac Tanganyika (Kigoma) en janvier 2003 et du lac Kivu en février 2004. Biomasse planctonique dans l'épilimnion du lac Tanganyika (Kigoma), en janvier 2002

Ces deux systèmes ~~présentent cependant une différence importante~~ ont visiblement des structures différentes du réseau trophique. En effet, dans le lac Kivu, la sardine, *Limnothrissa miodon*, n'est pas soumise à la pression d'un prédateur. Contrairement au lac Tanganyika, où des espèces piscivores, du genre *Lates*, les deux espèces de

Mis en forme : Police : Non Gras

Mis en forme : Police : Non Gras

Mis en forme : Police : Non Gras

Mis en forme : Centré

Mis en forme : Police : Non Gras

Mis en forme : Police : Non Gras

Mis en forme : Police : Non Gras

Mis en forme : Centré

~~clupéidé~~ ~~se consomment ce petit clupéidé~~. Cela pourrait avoir un effet sur la structure trophique planctonique des deux lacs. Il existe, dès lors, peut-être un effet de ~~control~~-contrôle de la boucle microbienne qui serait différents entre les deux lacs.

~~Notre~~Cette étude est ponctuelle et constitue une première quantification de la boucle microbienne du lac Kivu (~~Fig. 41~~). La période restreinte sur laquelle elle a été réalisée ne ~~permet~~représente qu'une très succincte description « instantanée » du lac par rapport à sa dynamique ~~l'évolution de son fonctionnement~~. ~~Toutefois~~Cependant, ~~aux~~ vues de ces nouvelles données, on peut penser que la boucle microbienne joue un rôle prépondérant au sein du réseau trophique ~~alimentaire~~ du lac Kivu.

Cependant, pour autant que les données de cytométrie soient confirmées, il est possible que les bactéries aient une biomasse plus élevée, au Kivu. Celles-ci sont, en effet, soumises à une moindre pression de prédation par le protozooplancton bactérivores, représenté par les ciliés.

Par ailleurs, la biomasse plus faible des ciliés au Kivu est peut-être une conséquence du fait que le métazooplancton ne comporte que des cyclopoïdes dont l'alimentation est plus variée. On pourrait donc émettre l'hypothèse que l'abondant zooplancton contrôle fortement la population de protozooplancton de grande taille.

Enfin, les données de biomasse du métazooplancton, comparées au Tanganyika, indiqueraient que le Sambaza ne contrôle pas très efficacement le métazooplancton.

## Perspectives

Comme cela a déjà été ~~mentionné~~stipulé, les différentes études réalisées sur le lac Kivu présentent des lacunes importantes. Elles sont généralement soit de trop courte durée, soit discontinues, ou alors ne représentent pas l'ensemble du lac. Une étude menée sur une durée plus importante permettrait une meilleure compréhension de la dynamique du lac et mettrait en évidence une différence entre la saison sèche et la saison des pluies.

Une comparaison plus approfondie des différentes méthodes de capture du métazooplancton devrait également être réalisée. Notre étude a, en effet, montré une différence entre les abondances mesurées à partir des échantillons collectés avec le filet et la trappe de Schindler. Il serait donc important de savoir dans quelle mesure cette différence est significative et surtout, de déterminer qu'elle méthode d'échantillonnage est adéquate.

Une comparaison des résultats obtenus lors de notre étude avec des résultats basés sur un comptage en microscopie à épifluorescence serait utile afin de comparer ces deux méthodes. ~~Afin de~~

# **Références bibliographiques**

Albright, L. J., Lasuda K., Valdes, D.M. (1980). "In situ degradation of the klep *Macrocystis* *intergrifolia* and *Nereocystis laetkeana* in British Columbia waters." *Nat. Can* 107: 3-10.

Amann, R., I.W., Ludwig, & K., H., Schleifer (1995). "Phylogenetic identification in situ of individual microbial cells without cultivation." *Microbiol. Rev.* 59: 143-169.

Azam, F., Fenchel, T., Field, J. G., Gray, J.S., Meyer, L.A. & Thingstad, F. (1983). "The ecological role of water column microbes in the sea." *Mar. Ecol. Prog.Ser* 10: 257-263.

Azam, F., Ammerman, J. W. (1984). "Cycling of organic matter by bacterioplankton in pelagic marine ecosystems: microenvironmental considerations. In :Fashman, M. J. R. *Flows of energy and materials in marine ecosystems.*" Plenum: 345-360.

Barna, I., Weis, D. S. (1973). "The utilization of bacteria as food for *Paramecium bursaria*." *Trans. Am. microsc. Soc* 92: 434-440.

Bartbak, G. T., T. F. (1985). "Phytoplankton-bacteria interaction: an apparent paradox, Analysis of a model system with both competition and commensalism." *Mar. Ecol. Prog.Ser* 25: 23-30.

Brettar, I., Höfle, M. (1992). "Influence of ecosystematic factors on survival of *Escherichia coli* after large-scale release into lake water mesocosm." *Appl. Environ. Microbiol* 58: 2201-2210.

Brooks, J. L., and S. I. Dodson (1965). "Predation, body size, and composition of plankton." *Science* 150: 28-36.

C., L. (1979). "Gross Excretion Rates of Natural Marine Phytoplankton and Heterotrophic Uptake of Excreted Products in the Southern North Sea, as determined by Short-Term Kinetics." *Marine Ecology* 1: 179-186.

Caron, D. A. (1983). "Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescence microscopy, and comparison with other procedures." *Appl. Environ. Microbiol* 46: 491-498.

Carrias, J. F., Amblard, C. & Bourdier, G. (1996). "Protistan bacterivory in an oligomesotrophic lake: importance of attached ciliates and flagellates." *Microb. Ecol.* 31: 249-268.

Cole, J. J., Findlay, S. & Pace, M. L. (1988). "Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: A cross-system overview." *Mar. Ecol. Prog.Ser* 43: 1-10.

Curds, C. R., Vandyke, J. M. (1996). "The feeding habits and growth rates of some freshwater ciliates found in activated sludge plants." *J. appl. Ecol* 3: 127-137.

DeLong, E., D., Franks, & A., Alldredge (1993). "Phylogenetic diversity of aggregate attached vs. free living marine bacterial assemblage." *Limnol. Oceanogr* 38: 924-934.

Descy J-P, Y. F. (1991). "Quelques données récentes sur la production planctonique du lac Kivu (Rwanda)." *Vernet P*: 147-149.



Descy, J.-P., a. G. V. (2002). " Climlake: Global change, ecosystems and biodiversity SPSPD 2 Research Project EV/13/02."

Dumont J., H., Isabella Van da Velde, and Simonne Dumont (1975). "The dry Weight Estimate of Biomasse in a selection of Cladocèra, Copepoda and Raotifera from the plankton, Periphyton and Benthos of Continental Water." *Oecologia* 19: 75-97.

Fenchel, T. (1982). "Ecology of heterotrophic microflagellates. IV. Quantitatives occurrence and importance as bactèrial consumers." *Mar. Ecol. Prog.Ser* 9: 35-42.

Fuhrman, J. A. A., F. (1980). "Bacterioplanktonsecondary production estimates for coastal waters of British Colombia Antarctica and California." *Appl. Environ. Microbiol* 39: 1085-1095.

Fuhrman, J. A. A., F. (1982). "Thymidine incorporation as a mesure of heterotrophic bacterioplankton productionin marine surface waters: evaluation and filed results." *Mar. Biol* 66: 109-120.

Gliwicz, Z., M. (1985). "Predation or food limitation: an ultimate reason for extinction of planktonic cladoceran specis." *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergen. Limnol.* 21: 419-430.

Güde, H. (1979). "Grazing by protozoa as selection factor for activated sludge bacteria." *Microb. Ecol.* 5: 225-237.

Hairston, N. G., Jr., and N. G. S. Hairston (1993). "Cause-effect relationships in enregyflow , trophique structure and interspecific interaction." *AM. Nat.*(142): 379-411.

Hecky, R. E. a. F., E. J. (1981). "Primary production and rates of algal growth in lake Tanganyika"." *Limno. Oceanogr* 26: 532-547.

Hellebust, J. A. (1965). "Excretion of some organic compounds by marine phytoplankton." *Limno. Oceanogr* 10: 192-206.

HJ, D. (1986). "The Tanganyika sardine in the lake Kivu: another ecodisaster for Africa?" *Environmental Conservation* 13(2): 143-148.

HJ, H. R. K. (1987). "Phytoplankton ecology of the great lakes in the rift valleys of Central Africa." *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergen. Limnol.* 25: 197-228.

Jürgens , K., Güde, H (1990). "Incorporation and release of phosphorus by planktonic bacteria and phagotrophic flagellates." *Mar. Ecol. Prog.Ser* 59: 271-284.

Jürgens, K. (1994). "Impact of Daphnia on planktonic microbial food web - A review." *Mar. Microb. Food webs* 8: 295-324.

Kaningini M, I. M., Ndayike N & Micha J-C. (2003). "Etude du zooplancton de lac Kivu : composition, variation d'abondance et distribution." *Bull. Séanc. Acad. r Sci. Outre-mer* 49(145-160).

Kjelleberg, S. (1993). "Stravation in bacteria." *Plenum*.

- Kölher, J. (1997). "Measurment of in situ growth rates of phytoplankton undre conditions of smulated turbulence." *Journal of Plankton Research* 19: 849-862.
- L., P. (1988). "Note sur l'évolution du bassin fluviatile du lac Kivu." *Bull. Séanc. Acad. r Sci. Outre-mer* 33: 265-270.
- L., S. (1990). "Phytoplankton-bacteria-protozoa interactions: a qualitative model portraying indirect effects." *Mar. Ecol. Prog.Ser* 64: 137-145.
- Lancelot, C. (1983). "factorsaffecting phytoplankton extracellular release in the Southern North Sea, as Determined by Short-Term Kinetics." *Mar. Ecol. Prog.Ser* 1: 179-186.
- Larrson, U., Hagström, Ä. (1982). "Fractioned phytoplankton primary production, exudate release, and Bacterial production in a Baltic eutrophication gradient." *Mar. Biol* 67: 57-70.
- Lawrence, S. G., Ahmad , A., Azam, F. (1993). "Fate of particle bound bacteria ingested by *Calanus pacificus*." *Mar. Ecol. Prog.Ser* 97: 299-307.
- Matveev, V., Matveeva, L. and Jones, G. J. (2000). "Relative impacts of *Daphnia* grazing and direct stimulation by fish on phytoplankton abundance in mesocosm communities." *Freshwater Biol.* 44: 375-385.
- Menon, P., Becquevort, S., Billen, G. & Servais, P. (1996). "Kinetics of flagellate grazing in the presence of two types of bacterial prey." *Microb. Ecol.* 31: 89-101.
- Monford, P., Ratinaud, M. H., Got, P. et Baleux,B. (1995). "Apport cytométrique en flux et en image en écologie bactérienne des milieux aquatiques." *Océanis* 21: 97-111.
- Ooms-Wilms, A. L. (1997). "Are bacteria an important food source for rotifers in eutrophic lakes?" *J. Plankton Res* 19: 1125-11241.
- Pace, M. L. (1988). "Bacterial mortality and the fate of bacterial production." *Hydrobiol.* 9: 41-49.
- Paerl, H. (1978). "Microbial organic carbon recovery in aquatic ecosystems." *Limnol. Oceanogr.* 23: 927-935.
- Pedros Alio, C., Guerrero, R. (1993). "Microbial ecology in lake Ciso." *Adv. Microb. Ecol* 13: 155-209.
- Descy JP., Leporcq B., Vroux L., François C., Servais P. (2002). « Phytoplankton production, e. a. b. r. i. t. R. M. B. » *Journal of Plankton Research* 24: 161-166.
- Pomeroy, L. R. (1974). "The ocean's food web: a changing paradigm." *Bioscience* 9: 499-504.
- Porter, K. G., Pace, M.L., Battey, J.F. (1979). "Ciliates protozoans as links in freshwater planktonic food chains." *Nature* 277: 563-565.
- Porter, K. G. (1988). "Phagotrophic phytoflagellates in microbial food webq." *Hydrobiol.* 159: 89-97.

Porter, K. G. F., Y. S. (1980). "Use DAPI for identifying and counting aquatic microflora." *Limnol. Oceanogr* 25: 943-948.

Roszak, D. B., Colwell, R.R. (1957). "Survival strategies of bacteria in the natural environment." *Microb. Rev* 51: 365-379.

Sanders, R., W., Caron, D. A., Berninger, U.-G (1992). "Relationships between bacteria and heterotrophic nanoplankton in marine and fresh waters: an inter-ecosystem comparison." *Mar. Ecol. Prog. Ser* 86: 1-14.

Sarvala J., K. S., M. Jarvinen, E. Aro, T. Huttula, P. Kotilainen, H. Kurki, V. Landenberg, P.

Mannini, A. Peltonen, P.-D. Plisnier, I. Vuorinen, H. Molsa, O. V. Lindqvist, (1999). "Trophic structure of Lake Tanganyika: Carbon flows in the pelagic food web." *Hydrobiol.* 407: 149-173.

Sell, A. F. O., J. (1992). "Exudates: phytoplankton-bacterioplankton interaction in Plu B sea." *Journal of Plankton Research* 14: 1199-1215.

Sherr, B. F., Sherr, E.B. (1984). "Role of heterotrophic protozoa in carbon and energy flow in aquatic ecosystems. In: Klug, M.J., Reddy, CA (eds) *Current perspectives in microbial ecology*." *American Society for Microbiology*: 412-423.

Sherr, B. F., Sherr, E.B., Andrews, T.L., Fallon, R.D., Newell, S.Y. (1986). "Trophic interactions between protozoa and bacterioplankton in estuarine water analyzed with selective metabolic inhibitors." *Mar. Ecol. Prog. Ser* 22: 169-179.

Sherr, B. F., Sherr, E.B. & Albright, L.J. (1987a). "Bacteria: sink or link." *Nature* 235: 88-89.

Sherr, B. F., Sherr, E.B. & Fallon, R.D. (1987b). "Use of monodispersed, fluorescently labeled bacteria to estimate in situ protozoan bacterivory." *Appl. Environ. Microbiol* 53: 958-965.

Sherr, B. F., Sherr, E.B. (1992). "Effect of protistan grazing on the frequency of dividing cells in bacterioplankton assemblage." *Appl. Environ. Microbiol* 58: 2381-2385.

Simon, M., C. Bunte M., Schulz, M. Wetts, and C. Wunsh (1998). "Bacterioplankton dynamics in Lake Constance: Substrate utilization, growth control, and long-term trends." *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Adv Limnol* 53: 195-221.

Spigel R.H., C. G. W. (1996). "Comparison of hydrology and physical limnology of East African Great Lakes: Tanganyika, Malawi, Kivu and Turkana (with reference to some North American Great Lakes)." Johnson TC, Odada EO, editors. *The limnology, climatology and paleoclimatology of the East African Lakes*: 103-139.

Spliethoff, P. C., H. H. de Long, & V.G. Frank (1983). "Success of the introduction of the fresh water Clupeid *Limnithrissa miodon* (Boulenger) in lake Kivu." *Fish. Mgmt* 14: 17-31. Talling J. F. (1963). "Origin of stratification in an African Rift Lake." *Limnol. Oceanogr.* 8: 68-78.

Tempest, D., W., Neijssel, O; M. (1978). "Eco-physiological aspect of microbial growth in aerobic nutrient limited environments." *Microb. Ecol.* 2: 105-153.

Tietze K, G. M., Müller H, Schröder L, Stahl W & Wehner M. (1980). "The genesis of the methane in Lake Kivu (central Africa)." *Rundschau* 69: 452-472.

Vaccaro, R. F., Azam, F., Hodson, R. E. (1977). "Response of natural marine bacterial populations to copper: controlled ecosystem pollution experiment." *Bull. mar. Sci* 27: 17-22.

Verbeke. (1957). "Recherches écologiques sur la faune des grands lacs de l'Est du Congo Belge. Exploration Hydrobiologique des Lacs Kivu, Edouard et Albert (1952-54)." Institut Royal des sciences Naturelles de Belgique, volume 3 : 177.

Viroux, L. (2000). "Dynamique du métazooplancton en milieu fluvial. thèse de doctorat, FUNDP." 309p.

Watson, S. W., Novitsky, T. J., Quinby, H. L. & Valois, S. W. (1977). "Determination of bacterial number and biomass in the marine environment." *Appl. Environ. Microbiol* 33: 940-946.

Wetzel, R. G. (1983). "Limnology (Second edition)." Saunders College Publishing: 858p.

Wikner, J., Hagström, (1988). "Evidence for a tightly coupled nanoplanktonic predator -prey link regulating the bacterivores in the marine environment." *Mar. Ecol. Prog. Ser* 50: 137-145.

Wikner, J., Hagström, (1991). "Annual study of bacterioplankton community dynamics." *Limnol. Oceanogr* 36: 1313-1324.

Williams, P. J. L. (1981). "Incorporation of microheterotrophic processes into the classical paradigm of the planktonic food web." *Kieler Meeresforsch. Sonderh* 5: 1-28.

Williams, P. J. L. (1981). "Incorporation of microheterotrophic processes into the classical paradigm of the planktonic food web." *Kieler Meeresforsch. Sonderh* 5: 1-28.

Wright, R. T., Coffin, R. B. Ersing C. P., Pearson, D. (1982). "Field and laboratory measurement of bivalve filtration of natural marine bacterioplankton." *Limnol. Oceanogr* 27: 91-98.